

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

М.В. Олонова

РОД МЯТЛИК
(*POA L.*, *POACEAE*)
ВО ФЛОРЕ СИБИРИ



Издательство Томского университета
2016

УДК 582.542(571.1/5)
ББК 28.592.71
О55

Рецензент – доктор биологических наук *С.В. Овчинникова*
(Центральный Сибирский ботанический сад РАН, г. Новосибирск)

Олонова М.В.

О55 Род мятлик (*Poa L., Poaceae*) во флоре Сибири. Систематика, анатомия, география, родственные связи. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 2016. – 360 с.

ISBN 978-5-7511-2417-5

В монографии обобщены результаты многолетних исследований автора, приведены данные по морфологической изменчивости, анатомии, географии мятликов Сибири, сделан обзор критических видов и на основании этих исследований высказаны соображения о родственных связях рода.

Монография рассчитана на ботаников, преподавателей и студентов вузов естественно-научного профиля.

УДК582.542(571.1/5)
ББК 28.592.71

Оригинальные рисунки выполнены автором.

ISBN 978-5-7511-2417-5

© М.В. Олонова, 2016

*Светлой памяти моего отца,
Владимира Ильича Иванова, посвящается*

ВВЕДЕНИЕ

Род *Poa* L. – мятлик – является одним из наиболее крупных, полиморфных и трудных в систематическом отношении родов семейства злаков. Виды мятлика широко распространены во всех растительных зонах и поясах Голарктики, многие из них играют важную фитоценотическую роль, являясь доминантами и эдификаторами растительных сообществ и имеют большое хозяйственное значение, главным образом как кормовые травы.

Географическое расположение Сибири, ее геологическая история, многочисленные катастрофические изменения земной поверхности и климата обусловили не только необыкновенное разнообразие ландшафтов и местообитаний, но и способствовали широкому развитию интрогрессивной гибридизации и полиплоидизации входящих в ее флору видов, а преимущественно горный рельеф как обусловил наличие многочисленных рефугиумов для теплолюбивых видов, так и способствовал изоляции и сохранению образовавшихся форм. В результате этого даже обычные и широко распространенные виды на территории Сибири претерпели различные изменения и образовали многочисленные различающиеся морфологически формы и разновидности.

В настоящее время для реконструкции филогенеза и построения филогенетических схем широко используются методы молекулярно-генетического анализа, основанные на прямом исследовании генома различных организмов. Значение этих методов для выявления родственных отношений и филогенеза трудно переоценить, особенно при исследовании морфологически сходных групп, тем не менее нельзя недооценивать и данные классической систематики, особенно на начальных этапах исследования (Lammers, 1999; Антонов, 2000; Шнеер, 2005 и др.). Более того, специалисты, занимающиеся геносистематикой, подчеркивают, что корректное проведение такого рода исследований невозможно без хорошего знания изучаемой группы, ее видового состава, изменчивости, распространения, экологических предпочтений (Фризен, 2007). Здесь уместно вспомнить высказывание Л.П. Татаринова: «Генотипические методы при кажущейся большей «тонкости»... не могут подменить фенотипические, поскольку предметом классификации и непосредственной точкой приложения естественного отбора являются фенотипы, коррелированные, конечно, с генотипами, но не отображающие их непосредственно» (Татаринов, 1984, с. 7).

Очевидно, что филогенетическим реконструкциям, базирующимся на молекулярно-генетической основе, должна предшествовать эволюционная гипотеза, основанная на методах классической систематики: анатомо-морфологических, эколого-географических, популяционных, кариологических исследованиях. Не претендуя на полноту и законченность исследования, изучение на морфолого-географическом уровне помогает сделать некоторые предварительные предположения о родственных связях и возможном ходе филогенеза в данной систематической группе, которые в дальнейшем могут и должны быть проверены с помощью альтернативных (молекулярно-генетических) методов. Таким образом, углубляя и уточняя система-

тику и филогению той или иной группы с помощью хромосомного, гибридологического или биохимического методов, мы тем не менее всегда за основу берем морфологическое описание данной группы, поскольку ни один из современных методов не работает без предварительного морфологического анализа таксона.

Данная работа представляет собой попытку выявления взаимоотношений между видами и построения вероятной схемы внутривидовой структуры сибирских мятликов на основании методов классической систематики. Одна из задач исследования – выявление наиболее проблемных мест с тем, чтобы спланировать дальнейшие более детальные исследования с помощью молекулярно-генетических методов.

Следует отметить, что систематическое изучение сибирской флоры началось немногим более 100 лет назад, и, несмотря на завершение 14-томной «Флоры Сибири», эта громадная и разнообразная в ландшафтном и климатическом отношении, но слабо освоенная и малонаселенная территория до сих пор остается недостаточно исследованной в ботаническом отношении. Перед сибирскими ботаниками стоит двоякая задача: с одной стороны, потребности практики, необходимость создания и улучшения «флор» и определителей требуют заключения о количестве видов на территории Сибири и об их границах, с другой – требуется изучить в полном объеме таксономическую составляющую биоразнообразия, выявить не только виды, но и внутривидовую таксономическую структуру.

Изучение рода мятлик на территории Сибири началось давно, но производилось главным образом в связи с общефлористическими исследованиями и составлением региональных сводок.

Первые сведения о сибирских мятликах содержатся во «Flora sibirica» у Д.Д. Гмелина (Gmelin, 1757), где отмечается 14 видов этого рода, дается их морфологическая характеристика, но не указываются конкретные местонахождения. Более подробная информация содержится в работе К.Ф. Ледебура «Flora altaica» (Ledebour, 1829). В ней имеются сведения о 8 видах и 5 разновидностях *Poa*, даются более подробные морфологические описания и указываются местонахождения на территории Алтая. Позже, в связи с накоплением обширного ботанического материала, появляется еще одна сводка, посвященная российской флоре, – «Flora rossica», где злаки, в том числе и род мятлик, обработал А. Гризебах (Grisebach, 1853). В этой работе для территории Сибири приводится 15 видов и 9 разновидностей мятликов, большинство из которых принимается современными ботаниками в качестве видов. В 1866 г. изучением флоры северной части Приенисейской Сибири занимался Ф. Шмидт. В опубликованных им в 1872 г. результатах работы упоминается 5 видов и 2 подвида мятликов. Более половины из них приводится для данной территории впервые (Schmidt, 1872). Сведения о мятликах арктической Сибири мы находим у К.Э. Остенфельда во «Flora arctica» (Ostenfeld, 1902), где для Сибири отмечено 7 видов.

Открытие в Сибири Томского университета и основание П.Н. Крыловым ботанической научной школы вызвало подъем ботанических исследований на этой территории. В 1914 г. выходит 7-й том «Флоры Алтая и Томской губернии», содержащий обработку злаков, в том числе и мятликов. Это была первая в Сибири фундаментальная работа такого характера на русском языке, содержавшая подробнейшие морфологические описания и указания конкретных пунктов местонахождения 13 видов *Poa*, обнаруженных к тому времени на территории Западной Сибири, ограниченной приблизительно р. Тым на севере и Бухтармой на юге (Крылов, 1914). В более поздней работе – «Флора Западной Сибири» (Крылов, 1928) – приводится уже 16 видов мятликов. В начале 60-х гг. Л.П. Сергиевская (1961) существенно дополнила эту флору новыми данными, накопившимися со времени издания первых томов.

Большую роль в изучении рода *Poa* на территории Сибири сыграла его обработка Р.Ю. Рожевицем (1934) для «Флоры СССР», в которой был подведен итог многолетним исследованиям (Рожевиц, 1912, 1922, 1929, 1932 и др.), описано множество новых видов, в том числе и с территории Сибири, сведены воедино все данные о мятликах с огромной территории, даны морфологические описания каждого вида, сведения о географическом распространении и экологической приуроченности. Однако выход в свет этого капитального труда не избавил ботаников от необходимости составления региональных флор, поскольку отдельные районы Сибири оставались крайне слабо изученными во флористическом отношении. Дальнейшее интенсивное освоение и изучение Сибири послужило причиной появления новых флористических сводок.

В 30-е гг. прошлого века начинают выходить и работы В.В. Ревердатто, посвященные изучению рода на территории Приенисейской Сибири (Ревердатто, 1933, 1934, 1936, 1947, 1950). В результате было описано 4 вида и несколько разновидностей мятликов, проведен эколого-географический анализ группы, высказаны предположения о происхождении и формировании группы на территории Приенисейской Сибири. Итогом этих многолетних исследований явилась обработка рода для «Флоры Красноярского края» (Ревердатто, 1964). Немногим раньше выходит 2-й том «Флоры южной части Красноярского края» Л.М. Черепнина (1959), содержащий обработку рода мятлик для этого района. В ней приводятся 23 вида с указанием экологической и географической приуроченности, данными по фенологии и определительными ключами. Продолжается изучение флоры Восточной Сибири, выходит в свет «Флора Средней Сибири» М.Г. Попова (1957), где автор переосмысливает объем многих видов. Так, весь ряд *Pratenses* (автор придерживается классификации Р.Ю. Рожевица) сводится к единственному типовому виду, остальные близкие виды приводятся в качестве синонимов.

В 60-е гг. выходит «Арктическая флора СССР», издаваемая ленинградскими ботаниками, охватывающая значительную часть территории Сибири, с обработкой злаков Н.Н. Цвелева (1964). От всех других сводок эта отличается тем, что помимо определительных ключей, синонимики, сведений об экологической приуроченности и географическом распространении, карт ареалов она содержит сведения о происхождении, родственных взаимоотношениях и истории формирования мятликов. В это же время издается «Флора Забайкалья», выходит в свет 2-й ее том, в котором помещается обработка злаков, выполненная Л.П. Сергиевской (1969). В ней для территории Забайкалья приводятся 27 видов и множество разновидностей *Poa*, даются подробные морфологические описания, синонимика, указываются конкретные местонахождения.

Итогом долговременного изучения злаков на территории Советского Союза явился капитальный труд Н.Н. Цвелева (1976а) «Злаки СССР», значительное место в котором отведено изучению мятликов, включающий подробную синонимiku, экологические, географические, кариологические данные, сведения о происхождении и родственных взаимоотношениях видов.

Вместе с тем продолжались региональные исследования Восточной Сибири, результаты которых были обобщены в двухтомной сводке «Флора Центральной Сибири», где семейство злаков было обработано Г.А. Пешковой (1979). В работе был поновому рассмотрен объем некоторых видов, приводятся подробнейшие карты распространения, кариологические, морфологические и эколого-географические данные. Продолжались работы по изучению флористического состава отдаленных горных районов Сибири, шло интенсивное изучение флор Алтая (Ревушкин, 1988; Камелин, 2005), Тувы (Соболевская, 1958; Ломоносова и др., 1984), Якутии (Караванов, 1958; Андреев и др., 1974; Ребристая, 1966; Юрцев, 1968 и др.), Восточного (Малышев, 1965а, б) и Западного Саян (Красноборов, 1976).

Несмотря на то, что мятлики привлекали и привлекают внимание многих исследователей, на территории Сибири они до сих пор изучены совершенно недостаточно. Вместе с тем всестороннее исследование такого крупного рода на территории Сибири может внести определенный вклад в изучение как систематики злаков в целом, так и генезиса флор этого района.

Изучение рода мятлик было начато автором в середине 70-х гг., собранные данные послужили материалом для обработки рода для «Флоры Сибири», были обобщены в статьях, посвященных строению, видовому составу, географическому распространению и популяционной изменчивости сибирских мятликов (Олонова, 1990а, 1992, 1993 и др.).

Основой для данной работы стала докторская диссертация, защищенная в 1999 г. Материалы для нее собирались в течение более чем 35 лет в экспедициях на территории Горного и степного Алтая, Новосибирской, Томской, Кемеровской, Иркутской, Читинской, Магаданской областей и Красноярского края, Хакасии, Тувы, Бурятии, а также во время научных экскурсий и конференций на Дальнем Востоке, в Краснодарском крае, Казахстане, Украине, Московской и Ленинградской областях. Исследования выполнялись в Гербарии им. П.Н. Крылова Томского государственного университета.

В работе использовались также материалы фондовых коллекций Гербария им. П.Н. Крылова, гербариев ALTB, AT, BG, BRY, C, CDBI, SZ, HAL, K, KUZ, KW, KUN, L, LE, LD, MAG, MHA, MO, MW, NS, NSK, NE, O, PE, PYU, SASY, TAD, UPS, US, UTC, UUN, VLAD, XJA, XJBI, XJNU, лаборатории изучения растительного покрова Крайнего Севера БИН РАН, а также информация, представленная R. Soreng в базе данных CATALOGUE OF NEW WORLD GRASSES (*Poaceae*), размещенная в Интернете. Работа выполнялась с использованием классического морфолого-географического метода с привлечением анатомических данных и популяционного анализа.

Автор выражает глубокую благодарность профессору А.В. Положий за многолетнее руководство, неоценимую помощь и поддержку, кураторам вышеперечисленных гербариев за предоставление возможности работы с коллекциями, Н.Н. Цвелеву, Н.С. Пробатовой, R. Soreng, M. Barkworth, Н.С. Ростовской, А.С. Ревушкину, Р.В. Камелину, Т.В. Егоровой, Е.П. Прокопьеву, В.М. Ефимову, Е.А. Мирославоу, Н.Р. Мейер-Меликян, С.В. Овчинниковой, В.А. Черемушкиной, А. Brysting и Г.Л. Гусаровой за консультации и ценные советы, О.В. Ребристой и О.В. Хитун, S. Mieche, О.В. Юрцевой, J. Danihelka, З.И. Улле, Н.Н. Лашинскому, Е.Н. Николину, Е.Д. Лапшиной, Е.Б. Поспеловой и А.Л. Эбелю за предоставленные гербарные материалы. За организацию полевых исследований автор выражает глубокую признательность А.С. Ревушкину, В.И. Курбатскому, А.Н. Беркутенко, Н.Н. Лашинскому, А.Л. Эбелю, А.А. Кузнецову, М.М. Силантьевой, С.И. Шереметовой, А.И. Шмакову, В.В. Хахалкину, R. Hebda, K. Marr, X.X. Хисориеву, К.П. Партоеву и E. DeChaine и помощь в проведении экспедиционных исследований, Г.Б. Аюшевой за сканирование гербарных материалов, а также коллективам Гербария им. П.Н. Крылова и кафедры ботаники ТГУ за разнообразную помощь и поддержку. Особая благодарность R. Soreng за возможность ознакомиться с обширными типовыми материалами по роду мятлик. И, наконец, нельзя не поблагодарить моего мужа, Н.А. Олонова, который оказывал неоценимую помощь на всех этапах работы.

Исследования были поддержаны фондом РФФИ (гранты № 05-05 64 266, 10-04 00 637, 13-04-01715, 15-29-02599 и 16-04-01605), Академией наук КНР (grant № 2010 T 1Z 25), частично Nevada Agricultural Experiment Station и грантом USDA National Institute of Food and Agriculture (Award No. 2010-51160-21061), грантом BIO-GEO-CLIM (резолюция Правительства РФ № 220, согл. 14B25.31.0001) и научным фондом им. Д.И. Менделеева Томского государственного университета.

Глава 1

ПРОБЛЕМА ВИДА И ОСОБЕННОСТИ СИСТЕМАТИКИ МЯТЛИКОВ (*POA* L.)

1.1. Современные представления о видообразовании и виде

Исследование биоразнообразия, систематическая обработка любого крупного и полиморфного рода растений, включающая установление таксономического ранга как отдельных особей, так и популяций, уточнение границ видов, поиски родственных связей между ними, а также попытки выявления путей эволюции изучаемой группы заставляют коснуться таких аспектов проблемы вида, как современные представления о видообразовании и концепции вида. Эти теоретические вопросы обыкновенно относят к компетенции эволюционистов и генетиков, однако они являются теоретической основой и для решения задач систематики. Как отмечает Л.Н. Васильева (1989а, б), если эволюционистов в данном случае более занимает вопрос, как образуются виды, то систематиков – что и из чего образуется и какое место это новообразование занимает в системе, его ранг и родственные связи. Разумеется, автор вовсе не ставит задачей всестороннее освещение этой проблемы, но поскольку целью настоящей работы является систематическая обработка крупного рода, необходимо коснуться по меньшей мере трех ее аспектов: рассмотреть современные представления о видообразовании, касающиеся рода *Poa*, критерии вида и, наконец, пояснить, что же понимается под видом в данной работе.

Хотя А.С. Северцов и пишет, что путей видообразования существует столько, сколько существует видов на Земле, в общем он определяет видообразование как процесс, сочетающий адаптацию к новым условиям с обособлением генофондов. При рассмотрении территории как арены видообразования различаются аллопатрическое, парапатрическое и симпатрическое видообразование (Соупе, Отг, 2004), по механизму обособления генофондов различают дивергенцию на основе конкуренции, гибридогенное образование и его более сложный вариант – сетчатое (ретикулярное) видообразование, а также не связанную с конкуренцией сегрегацию популяций по местообитаниям. По темпам различают видообразование градуальное, скальационное и мгновенное, за одно поколение (Северцов, 2005). В целом же в настоящее время превалируют две противоположные точки зрения на процесс видообразования – синтетическая теория эволюции (Dobzhansky, 1941; Майр, 1947; Stebbins, 1950), рассматривающая видообразование как процесс медленного превращения под действием изоляции и естественного отбора одной или нескольких локальных популяций сначала в географические расы, затем, с углублением дивергенции, в биологические виды и таксоны более высокого порядка, и теория прерывистого равновесия, постулирующая скачкообразный (скальационный) процесс видообразования, осуществляющийся за счет макромутаций (Симпсон, 1948; Eldredge, Gould, 1972; Stanley, 1975 и др.). Р.В. Камелин (2004) в своем обзоре теорий видообразования указал на важную роль работ Ван Стениса (Van Steenis, 1977, цит. по: Камелин, 2004), который на базе скальационной эволюции выдвинул теорию видообразования у растений в тропиках. При этом подчеркивалась принципиальная разница путей эволюции у растений и животных и указывалось, что для растений в силу их особенностей более характерна именно скальационная эволюция. Однако при

этом Ван Стенис отрицал наличие преадаптаций у растений и подчеркнуто не касался ни естественного отбора, ни синтетической теории видообразования.

В. Грант (1984), выступая с критикой сальтационной теории, доказывает, что в настоящее время никто из последователей синтетической теории эволюции не пропагандирует филетический градуализм в чистом виде и что идея быстрого и резкого эволюционного изменения ими отнюдь не отвергается. При этом он обращает внимание на идею квантовой эволюции, возникшую в рамках синтетической теории, и утверждает, что гипотеза прерывистого равновесия не содержит ничего принципиально нового. Сторонники же этой теории подчеркивают, что ее принципиальное отличие состоит в том, что в данном случае происходит не перераспределение имеющихся генов, а возникновение совершенно новых и отбор идет на ином – видовом – уровне. «Видообразование – не постепенный процесс перестройки генетической структуры популяций, а скачкообразное событие, связанное с возникновением системных мутаций» (Стегний, 1993). В.Н. Стегний, подчеркивая высокую роль отбора на всех стадиях становления нового вида, в отличие от Р. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1940), считает, что системные мутации возникают не единично, а кластером, и это лучше позволяет им закрепиться. Принципиальные отличия между градуалистическим и сальтационным видообразованием состоят в том, что в первом случае идет перераспределение имеющегося генетического материала, а во втором – создание принципиально новых генетических структур, и отбор в этом случае идет на видовом уровне.

Если следовать синтетической теории эволюции, надо признать, что полиморфизм в сочетании с изоляцией создает благоприятные условия для видообразования. Р. Левонтин (1978) считает, что изолированная популяция почти всегда пребывает в иных условиях существования, нежели популяции, принадлежащие основному ареалу, так как состав сообществ может значительно варьировать в зависимости от места. Поэтому селективные силы, действующие на них, будут тоже иными и любая изолированная популяция, как правило, находится на пути к видообразованию. Однако существует и другая точка зрения на возможности эволюции в полиморфных группах. А.С. Северцов (1988а) замечает, что чем шире изменчивость, чем шире сбалансированный полиморфизм, тем выше экологическая устойчивость вида и менее вероятно возникновение новых адаптаций. На изменение условий существования вид отвечает увеличением уже имеющихся вариантов, адаптированных именно к этим условиям. Численность остальных форм при этом сокращается. После прекращения действия фактора эти формы восстанавливают свою численность, что дополнительно повышает эволюционную стабильность. Таким образом, действительно эволюционным изменениям в большей мере подвергаются не полиморфные, а узкоареальные мономорфные виды, которым для выживания в изменившихся условиях не остается ничего другого, как существенно перестроить свой генетический аппарат (мутации разного характера, повышающие адаптивные возможности вида, полиплоидия, гибридизация).

А.Л. Тахтаджян (1983) своей концепцией макрогенеза объединил достижения обеих теорий. Не отвергая возможности скачкообразных (макрогенетических) изменений в процессе видообразования и эволюции, он, в отличие от Р. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1940), считавшего мутационный процесс «двигателем эволюции», главную роль отводил все же отбору. Развиваемая им концепция макрогенеза не противопоставляется синтетической теории эволюции, но дополняет ее. Не укладываясь в рамки квантовой эволюции, она тем не менее не противоречит ей. А.Л. Тахтаджян (1983, с. 1601) подчеркивал, что «постепенный... градуалистический процесс микроэволюции, основанный на накоплении мелких мутаций, представляет основную и, безусловно, наиболее распространенную форму эволюции, на фоне которой

время от времени происходят резкие макrogenетические скачки. Это редкие события, так как... большинство макромутантов постигает неудача и лишь ничтожное меньшинство способно пройти через узкое «бутылочное горлышко» естественного отбора и дать начало новой жизнеспособной популяции». При этом макrogenез более присущ растениям, так как растения гораздо менее интегрированы и поэтому резко выраженные мутации для них менее летальны, поскольку легче корректируются в онтогенезе. В настоящее время многие исследователи, как ботаники, так и зоологи, считают возможными оба пути видообразования, и с этой точкой зрения трудно не согласиться.

При всем различии взглядов на видообразование сторонники как синтетической теории эволюции, так и сальтационного видообразования признают видообразование путем полиплоидии и гибридизации, что особенно характерно для злаков и мятликов в частности (Цвелев, 1976а; Пробатова, 2007). Особенно развиты эти способы видообразования у растений. Известно, что одни систематические группы характеризуются на редкость стабильным кариотипом, у других же он варьирует в самых широких пределах. Зоологические исследования, основанные на большом статистическом материале, показали, что существует статистически достоверная корреляция между плодовитостью и изменчивостью кариотипа, причем у организмов, характеризующихся высоким коэффициентом плодовитости (насекомых, рыб, лягушек), различия в структуре кариотипа не являются видовым критерием (Орлов, 1974, цит. по: Медников, 1989). Этот вывод можно отнести и к растениям, коэффициент плодовитости которых чрезвычайно высок. Н.Н. Цвелев (1967) полагает, что у высших растений полиплоидия является достаточно обычным способом образования эколого-географических рас в пределах политипических видов, особенно в группах, в которых она широко распространена.

Большое эволюционное значение имеет аутополиплоидия – удвоение хромосомного набора без гибридизации, которая нередко приводит к образованию новых видов, но полиплоидия, наступившая в результате гибридизации (аллополиплоидия), играет особую роль. Также возможно образование некротного ряда основных чисел (анеуплоидия). Наряду с апомиксисом полиплоидия является широко распространенным среди растений способом обособления гибридов. Нередко она приводит к образованию серий популяций с разными хромосомными числами и проявляется в разного рода гибридогенных комплексах. Так, исследования одного из агамных комплексов, проведенные А.С. Кашиным с сотрудниками (1999, 2000), показали, что комплекс *Pilosella* состоит из рас разного уровня пloidности, причем установлено, что расам четной пloidности свойственно половое воспроизводство, а расам нечетной пloidности – факультативно-апомиктическое. Полиплоидизация может осуществляться разными способами и иметь разные эволюционные последствия, но в любом случае она ведет к повышению полиморфизма, как генетического, так и фенетического.

В настоящее время широко распространено мнение, что полиплоидизация сама по себе имеет, по-видимому, некоторое адаптивное значение, так как широко известны факты обитания высокохромосомных рас в экстремальных условиях – в высоких широтах и высокогорьях (Hagerup, 1932; Tischler, 1935; Соколовская, 1955, 1963; Соколовская, Стрелкова, 1938, 1941, 1948а, б, 1962; Цвелев, 1966 и др.), однако Р.В. Камелин (2004) пишет, что гипотезы о связи полиплоидии со становлением рас в неблагоприятной стрессовой среде ныне полностью дискредитированы. А.К. Скворцов (1982) основной эволюционный смысл полиплоидизации видел не столько в морфологических изменениях, вызываемых полиплоидией, сколько в приращении ДНК, необходимой для осуществления эволюции.

Огромная роль в эволюции растений отводится и гибридизации. Идеи J. Lotsy (1916), высказанные им в начале прошлого века, нашли множество сторонников как за рубежом, так и в России и получили широкое развитие (Камелин, 2004). О. и Д. Солбриг (1982) рассматривают гибридизацию наряду с полиплоидией как частный случай мгновенного видообразования. Согласно J. Lotsy (1916) и G.L. Stebbins (1959), глубокая специализация является эволюционным типом, а гибридизация способствует деспециализации. По мнению Н.Н. Цвелева (1973, 1975а, б, 1996), гибридогенные таксоны не только имеют значительно более широкие возможности для рекомбинации генов, чем первичные диплоиды, но и оказываются более или менее деспециализированными, что облегчает их дальнейшую эволюцию. Н.Н. Цвелев объясняет деспециализацию при гибридизации тем, что у гибридов доминируют более древние признаки каждого из растений, а более древние признаки обыкновенно являются и более примитивными. Вместе с тем за счет перегруппировки имеющихся генов у гибридов могут возникнуть совершенно новые признаки (Цвелев, 1976б). Однако, как отмечает Г.Л. Стеббинс (1959), залогом успешного видообразования в большей мере является адаптивность новых гибридных форм по сравнению с исходными и в меньшей – частота их возникновения. Эксперименты J. Clausen и W.M. Hiesey (1958), W.M. Hiesey и M.A. Nobs (1970), проведенные на мятликах и тысячелистнике, показали, что гибриды, полученные от искусственного скрещивания разных видов, нередко превосходили родительские формы и по параметрам роста, и по выносливости, они были способны произрастать там, где не выживали клонированные родительские особи. Н.Н. Цвелев (1976б) предполагает, что один, но перспективный гибридогенный таксон может выжить при прогрессивном ухудшении окружающих условий и дать начало группам более высоких таксономических рангов.

Многие гибриды в результате стабилизации тем или иным путем восстанавливают фертильность и избегают возможности расщепления в последующих поколениях. Как отмечает Р.В. Камелин (2004), результаты гибридизации весьма разнообразны. Разнообразны и способы изоляции гибридогенных рас, и их дальнейшая судьба. Интрогрессивная гибридизация нередко приводит к образованию сложных комплексов, в которые наряду с родительскими формами входят и разные поколения потомков от их повторного скрещивания, гибридизирующие и с родительскими формами, и между собой. Наряду с интрогрессивной гибридизацией случается, что часть гибридных особей оказывается репродуктивно изолированной и от родительских видов, и от продуктов возвратных скрещиваний, что исключает обмен генетическим материалом между гибридами и родительскими видами.

Помимо полиплоидизации большая и даже решающая роль в стабилизации гибридов у растений принадлежит к апомиксису. Он представлен разнообразными формами (апоспория, диплоспория, партеногенез и т.д.) и встречается в разных группах покрытосеменных (Левина, 1981). Эволюционное значение апомиксиса заключается в том, что переход к нему позволяет сохраниться гибридам, возникшим в результате скрещивания сексуальных видов. Эти гибриды могут стать родоначальниками новых линий. Многие исследователи подчеркивали прогрессивную роль апомиксиса как способа преодоления гибридной стерильности (Кашин, Куприянов, 1993, 1994; Куприянов, Кашин, 1991), а также то, что отбор чаще всего действует в направлении увеличения апомиктов (Поддубная-Арнольди, 1940; Хохлов, 1946а, б; Bierzychudek, 1985; Шишкинская, 1991 и др.). З.М. Рубцова (1989) объясняет это тем, что апомикты по многим жизненным показателям превосходят родственные им амфимикты. Оказываясь более конкурентоспособными, чем половые формы, они постепенно их вытесняют, что может в конечном итоге привести к облигатному апомиксису. Как известно, переход к апомиксису в определенных условиях может

дать виду большие преимущества, однако эти преимущества могут оказаться кратковременными: с полным переходом к апомиксису группа утрачивает эволюционную пластичность, а с нею и способность к дальнейшей прогрессивной эволюции. При изменении условий существования у этой группы может не хватить запаса изменчивости, необходимого для адаптивных преобразований в новых условиях, что может привести ее к гибели. Однако это касается только групп с облигатной формой апомиксиса. Рассматривая формы с факультативным апомиксисом, А. Nygren (1949) подчеркивал, что даже если апомиксис становится основным способом размножения, а половое воспроизведение сведено до минимума, этого бывает достаточно для обеспечения огромного полиморфизма, который создает базу для дальнейшей эволюции. Благодаря сохранению в результате апомиксиса сексуально стерильных гибридных производных генетические и морфологические различия между видами стираются и образуются структуры, названные Бэбкоком и Стеббинсом (Babcock, Stebbins, 1938) агамными комплексами. Агамные комплексы характеризуются очень высоким полиморфизмом, возникающим вследствие действия трех причин: гибридизации, полиплоидии и апомиксиса. Пути образования и становления таких комплексов подробным образом описаны В. Грантом (1984). Детальная характеристика едва ли не всех возможных вариантов гибридогенных комплексов, полиплоидных, осложненных и не осложненных апомиксисом, с участием двух и множества видов дана Р.В. Камелиным (2004, 2005). Наличие таких комплексов бесконечно усложняет систематику.

Одним из частных случаев агамоспермии, также имеющим эволюционное значение, является вегетативная пролиферация, когда над колосковыми чешуями возникает облиственный вегетативный побег, или «бульбочка». Такие растения обыкновенно называют вивипарными, но, по мнению А. Arber (1934), действительно вивипарными следует называть только те растения, у которых семена прорастают прямо на материнском растении, минуя период покоя, нередко в еще не созревших плодах. J.A. Nannfeldt (1937, 1940), принимая во внимание то, что пролиферирующие растения являются, как правило, полиплоидными и гибридогенными, высказал предположение, что это явление продуцируется только в гибридогенных таксонах, как способ преодоления стерильности. Н. Winkler (1908) рассматривал вегетативную пролиферацию как частный случай апомиксиса.

Приведенные данные показывают, что, по-видимому, генетически обусловлена сама способность тех или иных популяций образовывать под воздействием соответствующих факторов пролиферирующие колоски. Причем эта способность может проявляться у одной части популяций вида и не проявляться у другой. Большинство авторов указывают, что «вивипарные» популяции злаков приурочены главным образом к высоким широтам и реже (Rajbhandari, 1988) к альпийскому поясу. При этом указывается (Nannfeldt, 1937), что вивипарные и невивипарные расы, морфологически различающиеся только наличием бульбочек, нередко существуют параллельно. Вместе с тем исследования А. Muntzing (1940) показали, что вивипарные популяции тесно связаны с продуцирующими семена. Им были исследованы шведские популяции *Poa alpina* L. с $2n = 26$ и $2n = 33$, найденные только в одном месте. Часть из них образовывала нормальные семена, а часть – пролиферирующие колоски, хромосомные же числа при этом не изменялись. Из чего был сделан вывод, что вивипарные клоны возникают путем мутации из соответствующих семяпродуцирующих биотипов. Многие исследователи склоняются к тому, что переход к пролиферации осуществляется под воздействием особых экологических условий. Так, W.D. Clayton (1965) высказывает мысль о том, что сочетание длинных и коротких дней должно было привести к гормональному дисбалансу у некоторых генетически предрасположенных рас. W.D. Younger (1960, цит. по: Vickery, 1970) провел эксперименталь-

ное исследование 30 австралийских популяций с разной степенью пролиферации в разное время года. В результате было установлено, что некоторые растения имеют полностью пролиферирующие метелки зимой, а метелки с почти всеми нормальными колосками наблюдались поздней весной. Эксперименты показали, что нормальные цветки развиваются при нормальной температуре и долготе дня, а «бульбы» на их месте – под воздействием низких температур и короткого дня. Позднее эту точку зрения поддерживали многие исследователи. E.L. Nielsen (1941) добавил к списку факторов, способствующих пролиферации, повышенную влажность.

К.М. Завадский (1968) указывает, что наибольшими селективными преимуществами обладают виды, размножающиеся одновременно ксеногамно, автогамно, апомиктически и вегетативно, по меньшей мере двумя-тремя способами (что как раз характерно для большинства мятликов). Это повышает надежность воспроизведения вида. Эволюционная прогрессивность способов размножения состоит не в переходе от амфимиксиса к апомиксису, а в развитии и сочетании целой системы способов, взаимодополняющих и подстраховывающих друг друга. При таком воспроизведении вид все менее зависит от случайных колебаний среды и в то же время создает возможность совершенствования генетической системы.

1.2. Проблема вида

При решении вопроса о ранге образовавшейся совокупности практическая систематика вплотную приближается к другому аспекту проблемы – выбору концепции вида. Именно концепция вида, как указывает А.С. Северцов (1988б), является теоретической основой для выявления грани между подвидом и видом, именно от выбора концепции зависит, считать ли две сравниваемые совокупности особей частями одного и того же вида или принадлежащими к разным видам.

История развития воззрений на понятие «вид» достаточно полно отражена в работах В.Л. Комарова (1934, 1940), С.В. Юзепчука (1958), К.М. Завадского (1961, 1968), А.К. Скворцова (1968, 1972), А.П. Крюкова (2003), Р.В. Камелина (2004, 2005).

На протяжении нескольких веков со времен К. Линнея основным критерием видовой самостоятельности признавалась морфологическая обособленность. Типологическая концепция, основанная на взглядах К. Линнея, постулировала видовую дискретность. В первой половине позапрошлого столетия благодаря исследованиям А. Кернера (Kerner, 1869) и Р. Веттштейна (Wettstein, 1898) к морфологическому критерию был добавлен географический, и позже эти идеи были развиты в трудах российского ученого С.И. Коржинского (1892). Дальнейшее развитие эти идеи получили в работах В.Л. Комарова (1901, 1934, 1940). Эти работы, как отмечает Р.В. Камелин (2004), сильно обогатили понятие о природной расе представлением о племенном родстве составляющих ее особей. Они послужили основой для создания так называемой морфолого-географической монотипической концепции вида. Сторонниками этой концепции вид принимался как мономорфная эколого-географическая раса. Р.В. Камелин (2004, 2005) в своем анализе комаровской концепции вида неоднократно подчеркивал, что, стремясь к установлению монотипных видов, В.Л. Комаров тем не менее признавал и возможность вычленения внутривидовых единиц, и биологическую неравноценность видов, и образование гибридогенных видов, уделяя большое внимание гибридогенно-апомиктическим комплексам. Эта концепция легла в основу «Флоры СССР» и в России была принята большинством ботаников.

Генетический подход к проблеме вида и видообразования породил множество новых концепций, центральное место заняла биологическая концепция вида. Как

указывает J. Cracraft (2000), ссылаясь на литературные источники, в современной литературе обсуждается по меньшей мере 22 различные концепции вида. Наибольшую популярность приобрели: биологическая в изложении Е. Маут, эволюционная в изложении Е.О. Уилей и Р. Майдена, концепция вида Хеннига в изложении Р. Мейера и Р. Вилмманна, версия В. Мислера и Е.Терьера филогенетической концепции вида, версия К. Уилера и Н. Платника этой же концепции. Их суть, обсуждение, сильные и слабые стороны подробно изложены в сборнике «Species concepts and phylogenetic theory: a debate» (Wheeler, Meier, 2000). Большинство этих концепций в конечном счете сводится к биологической концепции, согласно которой вид является репродуктивно изолированной совокупностью скрещивающихся между собой популяций.

Крупный вклад в понимание генетической природы вида внес Н.И. Вавилов (1931, 1967). Он рассматривал линнеевский вид как обособленную, сложную и подвижную морфологическую систему, связанную в своем развитии с определенной средой и ареалом. Вавиловскую концепцию вида детально проанализировал М.Г. Агаев (1987), отметив такие ее принципы, как организованность (принцип радикала), дискретность, системность, гомологичность (принцип параллелизма), целостность, географичность, экологичность, историчность, устойчивость, диалектичность, неравноценность. Согласно вавиловскому определению, последний принцип означает, что отдельные виды находятся на разных стадиях развития и сообразно этому представляют собой комплекс разного объема и содержания (Вавилов, 1931).

В.В. Гриценко и др. (1983), проанализировав состояние проблемы вида на то время, отметили, что все существовавшие тогда концепции вида в принципе могут быть сведены к двум основным – морфологической, возникшей на базе типологической, и биологической. За прошедшее с тех пор время ситуация практически не изменилась (Крюков, 2003; Павлинов, 2007, 2009).

Принципиальное различие между типологической и биологической концепциями состоит в том, что согласно последней видовая принадлежность особи определяется не по степени сходства с типом данного вида, а по наличию перерыва постепенности любых признаков, подразумевающих обособление генофонда вида (Майр, 1974). Согласно биологической концепции единство и целостность вида обеспечиваются за счет обмена генами, а его дискретность обусловлена прекращением этого обмена. В теоретическом отношении биологическая концепция, разумеется, представляла собой шаг вперед по сравнению с типологической, однако обнаружились и слабые стороны этой концепции, и ограниченность ее применения. Наиболее последовательные сторонники биологической концепции считали основным критерием вида репродуктивную изоляцию, отмечая при этом, что истинные виды не способны давать при скрещивании плодовитое потомство. Даже если два вида скрещиваются только в одной части общего ареала, то и тогда их следует относить к общему виду (Nooteboom, 1992). Самой привлекательной чертой этой концепции является четкий и объективный критерий, позволяющий ограничить рамки вида, – репродуктивная изоляция. Однако, как отмечает Е.Н. Панов (1993а), если вид – строго генетически обособленная система, то вопрос о реальности межвидовой гибридизации не может быть поставлен вообще, в то время как известно множество случаев как среди животных, так и среди растений, когда плодовитое потомство дают гибриды не только хорошо различающихся между собой видов одной секции, но и представителей разных секций, и даже родов. Тем не менее по логике биологической концепции как только виды вступают в эффективную гибридизацию (дают жизнеспособное и плодовитое потомство), их уже нельзя считать видами.

В литературе отмечаются случаи репродуктивной изоляции между внутривидовыми формами (Гриценко и др., 1983), а также особыми репродуктивно отграниченными разными популяциями одного вида, не имеющих морфологических отличий, кото-

рые сторонники биологической концепции считают самостоятельными видами-двойниками (Стегний, 1993). Критики этой концепции указывали на признание сетчатой эволюции не только у растений (Стеббинс, 1957; Цвелев, 1976а), но и в некоторых группах рыб, амфибий и рептилий (Панов, 1993а). По мнению же G. Simpson (1961), главный вопрос состоит не в том, происходит ли между двумя видами гибридизация или нет, а если, несмотря на гибридизацию, эти виды не сливаются в единое целое, то и в эволюционной перспективе они останутся отдельными видами. Возражение вызвало и то обстоятельство, что критерий репродуктивной изоляции не носит универсального характера, он не применим к видам и к организмам, размножающимся неполовым путем, а также к аллопатрическим видам (Завадский, 1968; Тахтаджян, 1955, 1984; Raven, 1976; Cronquist, 1978). Приведенные литературные данные показывают, что основные критерии вида, выдвигаемые сторонниками биологической концепции, не носят универсального характера и не могут использоваться в отрыве от методов классической морфологии. Широкое распространение у растений гибридизации между отдаленно родственными группами, различных форм полиплоидии и апомиксиса, разорванность ареалов многих видов, сетчатая эволюция, отмечающаяся во многих группах, затрудняют использование биологической концепции, но главное, что понижает ее ценность в глазах систематика-практика, – это невозможность ее практического использования.

Морфологическая концепция возникла на базе типологической. Согласно этой концепции, если группировки по своим признакам дискретны относительно друг друга, они, по всей вероятности, принадлежат к разным видам, а если не дискретны – то к одному. Основная, однако, сложность состоит в том, что, как отмечает А.С. Северцов (1988б), далеко не всякая дискретность свидетельствует о видовом статусе. Единственно значимой для выделения видов дискретностью, по мнению А.С. Северцова, является дискретность по количественным непрерывно изменяющимся признакам, определяемым полигенно. На последнее обстоятельство также указывает и Ю.П. Кожевников (1987, 1996), отмечая многочисленные случаи неправомерного придания видового статуса географически дифференцированным аллеломорфам. В.С. Фридман (1991) в качестве недостатков также отмечает необходимость некоторых допущений – об абсолютности обнаруженного хиатуса между формами и о существенности выбранных систематиком признаков. Тем не менее среди сторонников морфологической концепции прослеживается готовность учитывать критерий скрещиваемости в качестве одного из видовых критериев. А.К. Скворцов (1968) замечает, что степень генетической совместимости или несовместимости, определяющая способность к гибридизации, – всего лишь один из возможных физиологических признаков и, следовательно, ее таксономическая ценность в разных случаях может быть разной. Морфологическая концепция основана на дискретности видов и для их разграничения использует весь комплекс фенотипических признаков. Она направлена на выявление хиатусов по морфологическим признакам, а с развитием методов биохимического анализа и молекулярно-генетических исследований принимает во внимание и эти данные. Таким образом, главная роль здесь принадлежит признакам (Любарский, 1996). Очень убедительные доказательства в пользу морфологической концепции приводит в серии своих работ Л.Н. Васильева (1987, 1989а, б). В сущности, большинство возражений против морфологической концепции сводится к возражениям против описания видов по отдельным образцам без учета изменчивости признаков в популяциях, но эта практика уже давно не находит одобрения у ботаников.

Тем не менее, несмотря на компромиссы последнего времени по вопросу об оценке генетической совместимости, существует мнение, что сближение этих концепций вряд ли возможно. По мнению В.С. Фридмана (1996), типологическая и био-

логическая концепции рассматривают один предмет с разных сторон и это не позволяет надеяться на то, что одна из них может быть включена в другую в качестве частного случая. Детально изучив степень согласованности дивергенции различных признаков и степень приспособленности гибридов у птиц, В.С. Фридман (1993) установил, что все изученные признаки можно разделить на две согласованно эволюционирующие группы. Первая из них содержит селективно-нейтральные признаки (различия в составе ДНК и белков, различия в наборе коммуникативных сигналов), а вторая – адаптивные признаки (морфологические и экологические). Эти группы признаков, по мнению В.С. Фридмана, дивергируют независимо друг от друга, при этом биологическая концепция выделяет виды по первой группе признаков, а типологическая (морфологическая) – по второй. Поэтому если придерживаться первой концепции, то будут выделены группировки, дискретные репродуктивно, но морфофункционально (в общем случае) не единые. Если же следовать второй – то к одному виду будут отнесены особи, сходные по набору адаптаций и эквивиальным фенотипам. При этом такие морфологически дискретные виды могут интрогрессировать или скрывать в себе виды-двойники. Если в основу выделения таксонов положить единство происхождения, то виды надо выделять в рамках биологической концепции, а если утверждать, что каждый из таксонов обладает инвариантной для него адаптивной зоной, то они должны выделяться на основании сходства скоррелированных друг с другом адаптивных признаков. Поскольку дивергенция признаков первой и второй групп не связаны между собой, выделенные таким образом таксоны не будут монофилетическими, а дивергенция признаков, по которым будут выделяться таксоны, с родством будет связана лишь случайно. Попытка объединения этих подходов, которую предпринял в своей работе А.П. Расницын (1983), по мнению В.С. Фридмана, приводит к ситуации, когда неизвестно, в какой степени система отражает ветвление филума, а в какой – адаптогенез. Справедливости ради следует отметить, что эта точка зрения разделяется не всеми, в частности, Е.Н. Панов (1993б) считает выводы В.С. Фридмана интересными, но все же спорными. О невозможности единой концепции высказывались также В.Д. Mishler и М.Д. Donoghue (1982), Ж. Cracraft (1983), Д.Л. Hull (1997), А.А. Назаренко (2001), И.Я. Павлинов (2009).

Сравнивая морфологическую и биологическую концепции, многие авторы отмечают большую биологическую содержательность первой, но слабую ее операциональность. Действительно, очень трудно установить, скрещиваются или не скрещиваются в природе те или иные популяции, и уж совсем невозможно определить это на гербарном материале, нередко ограниченном несколькими листьями.

Ж. Cracraft, анализируя современное состояние проблемы вида, отметил, что все концепции в конечном итоге являются морфологическими, поскольку ни одна из них не отвергает использование морфологических признаков. Это говорит о существующем разрыве между реальной ситуацией в описании биоразнообразия и теоретическими и философскими концепциями вида, которые часто подразумевают идеальные эмпирические доказательства: многочисленные популяции, которые позволяют оценить изменчивость, информация о пространственном распространении, о потоке генов, экологии, поведении и т.п., ископаемые остатки. Об этом надо помнить, когда мы судим о той или иной концепции вида. Это не означает, указывает Ж. Cracraft, что мы должны отказаться от теории и философии, онтологии и эпистемологии, от остальных понятий, которые ассоциируются с проблемой вида, но при этом мы должны крепко стоять на земле (Cracraft, 2000). Д.Л. Hull (1997) и И.Я. Павлинов (2007), подводя итог дискуссии, заключают, что чем строже задана концепция вида, тем уже область ее применения, и чем больше в ней биологического содержания, тем она менее операциональна.

Из этого следует невозможность критерия вида, который бы был одновременно строго операциональным, биологически содержательным и всеобще применимым. Делая обзор концепций вида, R.L. Mayden (1997) и И.Я. Павлинов (2009) представляют биологически состоятельную общую теорию вида как некую иерархию концепций разного уровня общности, на вершине которой лежит некая идеальная концепция, объясняющая причины возникновения вида как элемента биоты, с указанными ее сущностными свойствами, которые, собственно, делают вид видом. Это теоретическое описание ситуации, и ни о какой операциональности здесь речь не идет вообще. На среднем уровне помещаются концепции, которые дают трактовку сущностных свойств и соответствуют частным аспектам общего понятия «вид». И, наконец, на нижнем уровне лежат операциональные концепции, разрабатывающие практические критерии распознавания отдельных видов. И.Я. Павлинов (2009) подчеркивает необходимость разграничения теоретических и операциональных определений вида. Первые имеют статус концепций, дающих представление о том, что такое вид, в то время как вторые указывают на то, как идентифицировать конкретные виды. Именно эти концепции, лежащие в основе пирамиды, и используются практическими систематиками для распознавания видов, определения их границ и для установления таксономического статуса группировок. Практическая типологическая (в терминах А.С. Северцова) и морфологическая концепции относятся к их числу.

Таким образом, нет никаких оснований считать морфологическую концепцию устаревшей. Из всего изложенного с очевидностью следует, что выбор концепции зависит от уровня изученности группы и уровня таксономических исследований. Если исследование проводится на уровне α , что чаще всего соответствует уровню изученности некоторых групп растений в Азии, и в Сибири в частности, нередко бывает сложно следовать даже морфологической концепции. Как отмечает А.С. Северцов (1988б, 2005), при слабой изученности и недостаточности материалов неизбежно приходится оперировать не дискретностью, а степенью различий, т.е. отнести к данному виду любую совокупность, которая, по мнению систематика, достаточно сходна с голотипом, т.е. пользоваться практической типологической концепцией, основанной на априорной дискретности видов. А.С. Северцов указывает, что при работе с любой слабо изученной группой, а таких абсолютное большинство, это единственный возможный путь. Типологический подход уступает место морфологической концепции только тогда, когда становятся известными ареал, популяционная структура, экологическая и внутривидовая изменчивость. В этом случае для доказательства наличия hiatus применяется морфологическая концепция, предусматривающая возможность использования самых разнообразных признаков для поиска hiatus: морфологических, анатомических, биохимических, молекулярно-генетических, экологических.

Отдельный вопрос любого таксономического исследования – внутривидовая систематика. А.К. Сковрцов (1971а) считал, что внутривидовая систематика должна учитывать принципиальное отличие вида от вышестоящих таксонов, состоящее в том, что только вид эволюционирует как единое целое. Между составляющими вид популяциями существуют хотя бы эпизодические генетические связи, в то время как в любой надвидовой группе каждая составляющая часть эволюционирует независимо от других. «Говоря современным языком, вид – это наибольшее множество организмов, объединяемых единым генотипом (генофондом), или, что то же самое в представлении натуралиста, наибольшее множество, внутри которого вся изменчивость носит характер постепенных градаций. Вместе с тем вид – это наименьшее множество, генофонд которого четко обособлен от генофондов других подобных множеств, что находит выражение и в существовании hiatusов – перерывов в рядах

изменчивости по ряду параметров» (Скворцов, 2001, с. 123). По этой причине, указывал Скворцов, должна иначе строиться и внутривидовая систематика. Ни популяции, соподчинение которых в большинстве случаев невозможно установить, ни предложенные Г. Турессоном (Turesson, 1922) экотипы, ни демы, ни клины (Huxley, 1938), хотя их значение для микросистематики и чрезвычайно велико, не могут быть признаны таксономическими категориями, поскольку не отражают ни родственной, ни систематической принадлежности.

Традиционно выделяемые систематиками разновидности и формы, по мнению А.К. Скворцова, суть фрагменты, вычлененные на основе избранных критериев. Следовательно, они также не удовлетворяют общему определению таксона и поэтому могут относиться только к числу описательно-морфологических, но не таксономических понятий (Скворцов, 1971а). «Красивый афоризм ранних эволюционистов – «разновидность – začínающийся вид» стал, увы, анахронизмом. За začínающийся вид может быть принята только изолированная популяция. Разновидность же, еще числящаяся в международном кодексе ботанической номенклатуры в качестве таксономической категории, давно пора отсюда исключить. Разновидность – это не более чем индивидуальная особенность, чем-то приглянувшаяся наблюдавшему ее автору» (Скворцов, 2001, с. 124). Как замечает А.К. Скворцов, внутривидовое многообразие можно изучать в самых разных аспектах: в морфологическом, физиологическом, генотипическом, фенотипическом и т.д., и все эти данные с успехом могут использоваться для таксономических заключений, т. е. для установления родственных взаимоотношений между таксонами. Однако сами по себе эти данные систематике не принадлежат, поскольку являются чисто феноменалистическими, отражающими наличие тех или иных качеств. Суть же филогенетической систематики состоит не в отражении морфологических, биохимических, генетических или иных качеств, а в выражении принадлежности к той или иной группе, положения этих групп в системе, отношения этих групп между собой. Изучение же разнообразных качеств и состояний следует отнести к другой области – гексономии, в которую естественным образом входят исключенные из таксономии, основанные на избранных признаках разновидности и формы.

Руководствуясь этими соображениями, А.К. Скворцов предложил использовать внутри вида только категорию подвида для обозначения не вполне обособившихся видов и относить к подвиду население какой-то части ареала вида, если большинство (75 % и более) особей, живущих в этой части, по своим индивидуальным признакам отличаются от особей, населяющих остальные части ареала вида. С.С. Шварц (1965) при этом заметил, что в качестве подвидов следует выделять только те популяции, особи которых обладают принципиально необратимыми признаками и свойствами. Отсюда следует, что, хотя видообразование путем увеличения хромосомных чисел и является неоспоримым, различия популяций по числу хромосом сами по себе не являются основанием для придания им видового статуса. По этой причине многие ботаники не считают правоммерным рассматривать кариотипические формы как виды, предпочитая объединять их в полиплоидные комплексы, в особенности когда между формами нет ни экологических, ни географических различий (Грант, 1984).

Особую трудность для систематики растений создает апомиксис. Согласно В.Л. Комарову (1934, 1940), апомикты либо составляют особую группу видов, либо видовой критерий к ним неприменим вообще. По мнению В. Гранта (Grant, 1957), категория вида применима только к бипарентальным формам, унипарентальные формы имеют только клоны. В.Н. Тихомиров (1967) считал неправильным применение понятия «вид» к облигатным апомиктам. По мнению А.Л. Тахтаджяна (1983), категория вида приложима и к унипарентальным организмам,

однако вид у них, в отличие от бипарентальных, представляет собой систему клонов. Н.П. Дубинин (1966) также принял универсальность категории вида, однако у апомиктов вид приобретает другой характер, поэтому критерии вида, разработанные для бипарентальных организмов, для них неприменимы. G.L. Stebbins (1941) отметил, что апомиксис приводит к образованию большого числа микровидов, в разной пропорции сочетающих признаки родительских видов. Эти микровиды являются генетически константными и отличаются от близких родственников мельчайшими деталями. З.М. Рубцова (1989), проанализировавшая литературу, касающуюся апомиксиса, считает, что у асексуальных организмов ранг вида несколько отличается от такового у сексуальных. Апомиктические производные, имеющие на определенной территории сходную морфологию, представленную отчетливой комбинацией признаков, могут признаваться как таксономические виды. Вместе с тем, если между сексуальными диплоидными и обширными апомиктическими видами имеется огромное число производных, колеблющихся от мелких биотипов до локализованных микровидов, то определить их таксономический ранг практически невозможно, и проблема вида в данном случае может быть решена только частично, а в некоторых частях агамного комплекса она вообще неразрешима. Многие систематики склоняются к мысли, что в таких случаях целесообразно сохранить крупные виды в качестве видовых комплексов или агрегатов (Heywood, 1963; Завадский, 1968 и др.). А.С. Кашин (1996) считает, что облигатно половые виды агамных комплексов являются настоящими биологическими видами, а апомиктические – промежуточными формами, часть которых способна стать и со временем становится полноценными биологическими видами.

Другая распространенная точка зрения (Цвелев, 1995) – «микровиды» видовых комплексов или агрегатов заслуживают видового ранга не меньше, чем многочисленные виды дрозофил или виды-двойники зоологов, поскольку виды апомиктов представляют собой группы параллельных линий, объединенных эволюционным единством, связанных единым происхождением и единством эколого-географических условий. Благодаря общности действия внутривидового естественного отбора эти линии еще сохраняют достаточную близость генных систем, что позволяет рассматривать их как виды. Тем не менее, по-видимому, здесь необходимы более осторожный подход и детальное изучение, иначе количество описываемых видов превысит все разумные пределы и существенно осложнит работу флористов (Еленевский, 1998; Красников, 2000).

Касаясь «вивипарных» рас и их таксономического статуса, Н.Н. Цвелев (1964, 1972а) предполагает, что подобные расы могли возникнуть в наиболее холодное время четвертичного периода как адаптивное приспособление. А поскольку они обыкновенно ведут себя как эколого-географические расы с вполне определенным ареалом, который не всегда совпадает с ареалом основного вида, их целесообразно рассматривать как подвиды.

М.Г. Агаев (1987), основываясь на вавиловском принципе неравноценности видов, предлагает различать по меньшей мере три структурных типа: монотипные виды с относительно простой структурой, политипные – со сложной структурой, дифференцированной до подвидов, и, наконец, агрегаты со сверхсложной структурой, включающей и наиболее дифференцированные эволюционные единицы переходной природы (подвиды и полувиды), выявленные на основе анализа межпопуляционных репродуктивных отношений.

1.3. Особенности систематики мятликов

Род мятлик – интенсивно развивающаяся группа, в формировании и становлении которой сыграли свою роль и полиплоидия, и гибридизация, и апомиксис, и даже вегетативная пролиферация. Н.А. Кутлунина и И.Е. Сарапульцев (2000) установили, что у исследованных ими видов *Poa* наблюдается значительный репродуктивный полиморфизм.

Полиплоидия весьма характерна как для злаков в целом, так и для рода *Poa* (Цвелев, 1976а; Пробатова, 1989). Анализируя хромосомные числа мятликов, многие авторы (Авдулов, 1931; Хохлов, 1950; Stebbins, 1959; Соколовская, Пробатова, 1968, 1973) обращают внимание на то, что большинство видов рода представлено несколькими кариологическими расами. У многих видов числа хромосом варьируют в достаточно широких пределах, однако, по свидетельству Н.С. Пробатовой (1995, 2007), внутривидовые кариологические «расы» у мятликов, частью анеуплоидные и апомиктичные, практически не различимы по морфологическим признакам и, по-видимому, не имеют ареала. Следовательно, они могут возникать спонтанно по всему ареалу, и придавать им статус таксона было бы неправомерно. Анализ хромосомных чисел мятликов, среди которых огромное большинство нестабильных и анеуплоидных, также может свидетельствовать о масштабной гибридизации внутри рода (Соколовская, Пробатова, 1968, 1973 и др.).

Широкое развитие гибридизационных процессов является особенностью большинства злаков и подтверждено экспериментально (Stebbins, 1959; Wet de, 1986; Пробатова, 1993). Н.Н. Цвелев (1966, 1972а, 1975б, 1976а, 1982) предполагает, что не менее 2/3 современных видов злаков имеет гибридное происхождение. Помимо интрогрессивной гибридизации нередко случаи единичного образования гибридов в местах совместного произрастания родительских видов (Пробатова, 1985; Soreng, 1991а, б). Однако наибольшее значение для эволюции сибирских мятликов и формирования их сегодняшнего многообразия имела, по-видимому, интрогрессивная гибридизация, в результате которой происходило массовое проникновение генов одних видов в генофонд других. В результате резкого изменения климата, которым сопровождалось оледенение, происходили массовые миграции видов. Это вызывало нарушение естественных барьеров между ними, а поскольку у аллопатрических видов не было нужды в генетической изоляции, нарушение географических барьеров нередко приводило к гибридизации между достаточно удаленными в филогенетическом отношении видами.

Апомиксис у видов *Poa* был обнаружен довольно давно и привлек внимание многих исследователей как в нашей стране (Хохлов, 1950, 1968; Петров, 1970; Мирошниченко, 1967, 1970, 1982; Жиров, 1968; Кордюм, 1970 и др.), так и за рубежом (Nishimura, 1922; Anderson, 1927; Munzig, 1932; Armstrong, 1937; Akerberg, 1939; Stebbins, 1941; Juhl, 1955; Clausen, 1961; Soreng, 1991а и др.). Исследования группы американских ученых (Clausen, Keck, Hiesey, 1944, 1945, 1947, 1948; Clausen et al., 1951) показали, что у гибридных потомков, полученных в результате скрещивания апомиктичных форм *Poa*, наблюдаются все возможные степени выраженности апомиксиса – от единичных следов до самой высокой степени.

У мятликов, по свидетельству многих исследователей, апомиксис устойчив, но не абсолютен. В природе среди мятликов, похоже, вообще не встречается облигатных апомиктов (Рубцова, 1989) и даже у самых высокоапомиктичных растений имеются сексуальные производные (Rutishauser, 1948, 1961; Clausen, 1954; Valentine, Richards, 1967).

В роде *Poa* наиболее распространен тип апомиксиса, именуемый агамоспермией, при котором сохраняются основные биологические преимущества семенного размножения. Агамоспермия у мятликов включает формы: диплоспорию и апоспорию. При диплоспории диплоидный зародыш развивается из клеток археспория, причем зародыш развивается из проэмбрио только при условии опыления, но без оплодотворения яйцеклетки. Это так называемый псевдогамный, или менторальный, апомиксис (Хохлов, 1965; Мирошниченко, 1968). При этом диплоидная яйцеклетка делится без оплодотворения, начиная образовывать зародыш партеногенетическим путем раньше, чем происходит опыление. Однако вторичное, центральное ядро зародышевого мешка может приступить к делению и формированию эндосперма только после оплодотворения. При апоспории диплоидный зародышевый мешок возникает не из клеток археспория, а из клеток нуцеллуса или интегументов (Мирошниченко, 1968). Е.А. Кордюм (1970) указывает, что диплоспория характерна для *P. alpina*, *P. glauca* Vahl., *P. nemoralis* L., *P. palustris* L., в то время как апоспория свойственна *P. arctica* R. Br., *P. bulbosa* L., *P. compressa* L. и *P. pratensis* L.

У мятликов, как отметила Е.Я. Мирошниченко (1968), гаплоидные половые зародышевые мешки сопутствуют диплоидным апомиктичным не только в апомиктичных видах, экотипах и биотипах, но и в отдельных растениях, соцветиях и даже колосках, хотя и в незначительном числе. Благодаря тому, что у многих мятликов наряду с апомиктичным образованием зародышей может происходить оплодотворение, у них возможно скрещивание как апомиктичных форм с половыми, так и апомиктичных с апомиктичными, что необыкновенно усложняет их систематику и приводит к образованию вышеупомянутых агамных комплексов. А. Gustaffson (1947) предположил, что апомиктичные виды *P. palustris*, *P. nemoralis* и *P. glauca*, скрещиваясь между собой в различных сочетаниях, дают начало апомиктичным видовым гибридам, которые, размножаясь, расселяются на больших пространствах, осваивая обширные и разнообразные экологические ниши. Это обстоятельство существенно повышает полиморфизм и еще более затрудняет разграничение близких видов.

По данным С.В. Юзепчука (1946), биологическое своеобразие агамных комплексов, характерных для рода *Poa*, заключается в различных стадиях процесса «апомиктизации» рода или его части. В связи с этим возраст современных апомиктов также неодинаков: наряду с молодыми апомиктами существуют и такие, которые возникли предположительно в раннечетвертичное время или даже в плиоцене. В. Грант (Grant, 1971, цит. по: Рубцова, 1989) распределил известные в настоящее время агамные комплексы на три группы. Представители рода *Poa* при этом были отнесены им к типу *Bouteloua curtispindula* (Michx.) Torr., который характеризуется тем, что сексуальный полиплоидный комплекс базируется на тетраплоидных и диплоидных видах. На этот комплекс как бы накладывается агамный комплекс, который колеблется на более высоком хромосомном уровне (от 5х до 10х). Характерной чертой агамного комплекса этого типа является образование апомиктичными формами обширных, почти непрерывных серий вторичных анеуплоидов. При этом В. Грант выделяет следующие стадии развития агамных комплексов: молодость, раннюю зрелость, позднюю зрелость и старость. Род *Poa* согласно этой классификации пребывает в стадии поздней зрелости, которая характеризуется обеднением не только в отношении сексуальных диплоидов и полиплоидов, но и по количеству апомиктичных микровидов.

У мятликов, как и у многих арктовысокогорных злаков, довольно обычным явлением считается вегетативная пролиферация (Halperin, 1931; Takenaka, 1936; Мирошниченко, 1968; Цвелев, 1964; Пробатова, 1985; Melderis, 1978 и др.). При этом, однако, необходимо учитывать, что достаточно часто за вегетативную пролиферацию принимаются случаи поражения растений нематодами (Пробатова, 1993). Ненормально вытянутые цветковые чешуи пораженных нематодой мятликов секции *Stenopoa* нередко приходилось встречать и в природе, и среди гербарных коллекций, причем в последних они часто определялись как var. *vivipara*. К. Flovic (1938), базируясь на цитологических исследованиях популяций пролиферируемых злаков, и мятликов в том числе, заключил, что пролиферация в Арктике обусловлена сочетаниями следующих факторов: гибридизацией, полиплоидией и экстремальными условиями.

Помимо этих способов у трех видов – *P. abbreviata* R. Br., *P. pseudoabbreviata* Roshev. и *P. wrangelica* Tzvelev – были выявлены случаи другого варианта бесполого размножения – клейстогамия (Петровский, 1973). Это явление у злаков встречается довольно редко (Левковский и др., 1981; Nicora, 1978; Connor, 1981). В.П. Левковский и его коллеги, изучившие это явление у арктических злаков, рассматривают его как прогрессирующую адаптацию к экстремальным условиям, носящую на данном этапе факультативный характер.

Задача любой систематической обработки сводится в конечном итоге к тому, чтобы имеющееся разнообразие уложить в стройную систему таксонов. Однако ревизия *Poa* осложняется тем, что в силу необычайного полиморфизма видов рода, обусловленного, как отмечалось выше, широким развитием гибридизационных процессов, полиплоидии, апомиксиса и вегетативной пролиферации, его систематика очень сложна и чрезвычайно запутана. Как и многие другие злаки, в процессе своей эволюции мятлики образовали большое количество гибридогенных комплексов (Цвелев, 1976а; Пробатова, 2007 и др.), члены которых, стабилизовавшись путем перехода к апомиксису, сформировали множество популяций, иногда настолько отличающихся от типа, что были описаны как виды. Вместе с тем до сих пор нет исчерпывающей информации ни о пределах изменчивости большинства этих видов, ни о наследуемости признаков в поколениях, ни, тем более, достоверной информации о родительских видах, поэтому при современном уровне изученности очень трудно судить об их таксономическом статусе. В ходе исследования сибирских мятликов приходится использовать почти исключительно морфолого-географические данные, поскольку род в целом, особенно его сибирские представители, слабо изучен даже в кариологическом отношении. Что касается данных биохимического или молекулярно-биологического анализа, исследования поколений гибридов и изменчивости различных форм при выращивании в контролируемых условиях, то они практически отсутствуют. Другими словами, уровень изученности рода, по крайней мере его сибирских представителей, пока не позволяет проводить систематические исследования на уровне γ , а часто даже на уровне β . При этом набор морфологических признаков, используемых для диагностики мятликов, чрезвычайно мал, невелико и число состояний этих признаков.

Тем не менее при ревизии систематических групп для различных флористических сводок требуется возможно полное отражение всего имеющегося многообразия с учетом родственных взаимоотношений, и такие гибридогенные комплексы, состоящие из популяций разного, в большинстве случаев неясного статуса и родства, причиняют систематикам немалые неудобства. Попытка рассматривать эти ком-

плексы как политипические виды, а их члены, в зависимости от их морфологической и эколого-географической обособленности, в качестве подвидов и форм (Zhu et al., 2006) едва ли может быть признана успешной, поскольку привела к необоснованному усложнению номенклатуры (Олонова, 2010). Тем не менее, для решения вопроса о включении популяции или подвида вида в тот или иной политипический вид требуется заключение о ее (его) вероятном происхождении, но число признаков, которые могли бы послужить маркерами различных ветвей, у *Poa*, как и у большинства злаков, сильно ограничено. Для этой цели используются такие признаки, как длина язычка, опушение оси колоска, каллуса и поверхности нижней цветковой чешуи и т.п., но хорошо известно, что опушение может контролироваться несколькими генами и одинаковое состояние такого признака у двух популяций не может безоговорочно трактоваться как результат одного и того же эволюционного события. У разных сравниваемых популяций оно может быть унаследованным от одного и того же предка, может возникнуть независимо в результате одинаковых и даже разных мутаций, быть привнесенным в результате гибридизации с каким-то видом, принадлежащим совершенно другой филетической линии, или даже с разными видами, принадлежащими разным ветвям.

Это обстоятельство сильно затрудняет выявление возможного происхождения и родственных связей популяций или подвидов, и здесь очень трудно избежать ошибок. Эти неизбежные ошибки, несомненно, будут выявлены при использовании молекулярно-генетических методов и потребуют исправления, а вместе с тем и сложных номенклатурных преобразований. Возможным, хотя и вынужденным выходом из создавшейся ситуации могло бы быть объединение морфологически и географически обособленных рас, имеющих предположительно сходное происхождение, в видовые агрегаты. Этот термин был предложен в середине прошлого века I. Manton (1958) для того, чтобы отличать политипический линнеевский вид от сборного вида, представляющего собой комплекс слабо дифференцированных таксономических единиц, выделенных на иной основе. Как уточняет E. Mayr (Manton, 1958), эта категория применима для морфологически сходных, но различающихся биологически групп и приложима к трем ситуациям: группам сестринских видов, размножающихся половым путем; полиплоидным сериям; группам линий, штаммов и клонов, у которых отсутствует половой процесс. Такие штаммы не являются популяциями и не могут объединяться в сборные виды. I. Manton поясняет, что агрегаты – это искусственные формирования, создаются для удобства, носят временный характер. С накоплением новых данных и прояснением таксономической ситуации – истинного родства и ранга входящих в них видов – их границы могут перемещаться без нарушения предписаний Международного кодекса ботанической литературы. Пожалуй, ранг агрегатов приложим и к комплексам дивергирующих группировок, еще не достигших стадии вида, которые опередаются А.С. Северцовым (2005) как система форм разной степени обособленности, возникших в пределах огромного ареала на основе разных пусковых механизмов дивергенции.

В настоящее время, как справедливо отмечает А.Г. Еленевский, термин «агрегат» практически утратил свое первоначальное значение и различные авторы вкладывают в него разный смысл. С одной стороны, это может означать агамный комплекс, состоящий из хорошо морфологически обособленных апомиктических видов (Цвелев, 1976а, 2003; Тихомиров, 2001), с другой – он может быть представлен различными популяциями, возникшими от одних и тех же родительских видов, но при этом различающихся морфологически и (или) генетически; это могут быть поли-

морфные или политипические виды, которые состоят из различных экоформ или географических рас; согласно представлениям J.A. Davis и V.H. Heywood (Davis, Heywood, 1963; Heywood, 1963, цит. по: Еленевский, 2002), агрегат составляют мелкие виды, являющиеся различными состояниями аллелей, и, наконец, агрегат может просто отражать неясную таксономическую ситуацию (Еленевский, 1998). Эти агрегаты объединяют как слабо обособленные морфологически близкородственные виды (чей более низкий статус достоверно не подтвержден), виды, образованные в результате интрогрессивной гибридизации, явно морфологически тяготеющие к одному из родителей, и гибридогенные комплексы. Поскольку агрегат не является таксономической категорией, на его наименование не распространяется правило приоритета, поэтому именовать его можно не по названию первого описанного вида данного родства (что обычно очень сложно установить без специального исследования родства видов), а по названию самого характерного вида, входящего в данный агрегат. Вместе с тем, поскольку агрегат объединяет предположительно близкородственные виды, эта категория очень удобна для филогенетических построений, поскольку делает схему менее громоздкой, и при уточнении родственных связей позволяет перемещать сегрегаты без специальных номенклатурных комбинаций.

Очень может быть, что результаты будущих, более детальных исследований приведут к изменению структуры этих агрегатов – будет изменен ранг и видовая принадлежность таксонов, входящих в их состав. Некоторые из них будут переведены в другие агрегаты, какие-то из них признаны видами, а какие-то синонимами. Разумеется, все имеющиеся на сегодня аргументы в пользу включения популяций в тот или иной агрегат должны быть приведены. Такое решение, с одной стороны, позволит избежать номенклатурных нагромождений и последующих сложностей, обусловленных переносом таксонов из одного политипического вида в другой, а с другой – поможет учесть возможные редкие и уникальные расы, трудно морфологически отличимые от хорошо известных видов вследствие конвергентного сходства. Несмотря на то, что само понятие агрегата подвергается в настоящее время заслуженной критике (Еленевский, 1998), на данный момент эта форма отображения «вневидового» биоразнообразия представляется наиболее приемлемой.

Исходя из всего вышеизложенного, при систематической обработке рода мятлик наиболее целесообразно там, где позволяет материал, придерживаться морфологической концепции, сохраняя традиционно признающиеся большинством ботаников виды, но учитывая их полиморфизм.

Кроме того, внутри рода выделяются агрегаты, объединяющие до выяснения их родства и действительного статуса слабо обособленные морфологически популяции (виды), как правило, гибридного происхождения. К ним относятся популяции, совмещающие признаки двух и более видов. При явном преобладании морфологических признаков одного родительского вида популяции, согласно точке зрения Н.Н. Цвелева (1972а), относятся к этому виду (агрегату) вследствие преобладания в генотипе генов этого вида.

Внутри вида выделяется единственная таксономическая единица – подвид. Подвиды понимаются как не вполне морфологически и генетически обособленные эколого-географические расы.

Что касается пролиферированных популяций, по наблюдениям Н.Н. Цвелева (1964), группа популяций, способная в определенных условиях образовывать пролиферированные колоски, обладает своим собственным ареалом, отличным от ос-

новного ареала вида. Поэтому, поскольку этот признак имеет определенную географическую приуроченность и генетическую основу и связан, по мнению И.Е. Сарапульцева (1996), с генетическими рекомбинациями, представляется возможным, следуя Н.Н. Цвелеву, придать популяциям, образующим пролиферированные колоски, подвидовой ранг, хотя, конечно, этот вопрос в каждом случае решается отдельно.

Широкое распространение гибридизации в роде *Poa*, высокая полиплоидизация и анеуплоидизация составляющих его видов (Пробатова, 1989, 1993) позволяют предполагать, что эволюция этого рода проходила отчасти (секция *Stenopoa*) по пути перераспределения аллелей, уже имевшихся в генотипе предков. Вместе с тем, как предполагает Н.Н. Цвелев (1964), гибридизация могла привести и к деспециализации, и к возникновению новых состояний признаков, отличных от родительских. Исследование биологического разнообразия рода *Poa* показывает, что род в целом обладает необычайно высоким полиморфизмом и пластичностью, высокой жизнеспособностью, обеспеченной сочетанием нескольких способов размножения. Внутри этого рода реализуются самые разнообразные модели видообразования, что обуславливает его широкое распространение и эволюционное процветание.

Глава 2

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ, ИСПОЛЬЗУЮЩИЕСЯ В СИСТЕМАТИКЕ МЯТЛИКОВ

2.1. Оценка морфологических признаков для диагностики таксонов и выявления филогенетических связей

А.А. Любищев (1968) и Э. Майр (1974) в качестве основных задач систематики называли следующие: дискриминация – четкое разграничение соседних таксонов; идентификация – обеспечение надежного определения каждого экземпляра на любой стадии развития; систематизация – приведение всех таксонов в естественную систему. Особая роль в решении этих вопросов принадлежит признакам, в первую очередь морфологическим. Их значение для целей систематики подчеркивают Л.П. Татаринов (1984), W.S. Judd et al. (1999), С.А. Stace (1980), T.F. Stuessy (1990), Е. Kellogg (2006), G.F. Estabrook (2008). Действительно, правильный выбор признаков приобретает решающее значение и определяет успех при решении вопросов диагностики и систематики.

Как уже отмечалось, морфологические признаки остаются важнейшим инструментом и систематики, и филогении и в настоящее время, в эпоху молекулярно-генетической систематики (Jenner, 2004; Wiens, 2004; Smith, Turner, 2005 и др.). В.И. Василевич (1966) подчеркивал, что, хотя решающую роль в эволюции играет генотип, систематика строится и будет строиться на фенотипических признаках, как наиболее просто определяемых и в то же время скоррелированных с генотипом. Вместе с тем при всей своей важности само понятие «признак» до сих пор трактуется далеко не однозначно, на что еще полвека назад обратил внимание Б.Е. Балковский (1964). Б.Е. Балковский четко разграничивал признаки диагностические, предназначенные для того, чтобы отличать таксоны друг от друга, таксономические, определяющие объем таксономических единиц, и, наконец, признаки филогенетические, указывающие на родство растений, наиболее подробно рассматривая при этом диагностические. T.F. Stuessy (1990) определяет таксономический признак как черту организма, которая подразделяется по меньшей мере на два состояния и используется для построения классификации и ассоциативных действий (определения растений). В зависимости от выбранного подхода к классификации эти таксономические признаки могут также использоваться для объяснения эволюционного родства и определения путей эволюции. В своих анализах определений признака и Б.Е. Балковский, и T.F. Stuessy указывают, что не только философы, но и биологи вкладывают в понятие признака различный смысл. Признак у биологов – это и любая часть организма, и свойство, и особенность, и наличие чего-то (Левитский, 1922, цит. по: Балковский, 1964; Рокицкий, 1931; Кейн, 1958). К.А. Юдин (1974) вообще допускал приложение термина «признак» только к диагностическим признакам, считая, что в филогенетической систематике он утрачивает свое значение и основой для построения системы служат не признаки, а данные о преобразовании различных морфологических структур в сравнительных (анатомических, онтогенетических и др.) рядах. А.В. Яблоков (1989), изучая микроэволюционные процессы на популяционном уровне, предлагает использовать понятие «фен», по его определению (Яблоков, 1989, с. 29) ««фен», представляет собой дискретную альтернативную вариацию лю-

бого признака или свойства, которая отражает определенную черту генотипа данной особи, а своей частотой – генетическую структуру группы особей».

R.R. Sokal и P.H.A. Sneath (1963), основатели числовой или нумерической таксономии, оперируют «единичными признаками» и определяют их как таксономические признаки, принимающие два или более состояний, которые в границах проводимого исследования невозможно подразделить логически, не меняя при этом метода кодирования. P.H. Davis и V.H. Heywood (1963) подчеркивают при этом, что сам признак – объект абстрактный; систематик имеет дело не с признаком, а с его состоянием. Л.Н. Васильева (1987, 1990), анализируя разные точки зрения, убедительно доказывает необходимость различать признаки и их состояния как разные понятия (например, два вида грибов различаются цветом шляпки, но один из них характеризуется красным цветом, а другой – коричневым). Признаки всегда отличаются таксоны, в то время как состояния характеризуют их, признак определяет постоянство, а состояние – изменчивость. Понимание необходимости этих различий помогает выяснить закономерности распределения групп по рангам, поскольку состояния одних и тех же признаков определяют таксономические единицы одного ранга. Это положение отражено в строгом требовании тез и антитез таксономических ключей.

Развитие и распространение кладистического подхода Хеннига к систематике привело к дальнейшим изменениям в трактовке понятия признака и его состояний (Crowson, 1970; Майр, 1974; Павлинов, 1988; Kirchoft et al., 2007 и др.). T.F. Stuessy (1990) различает четыре категории признаков. В первую очередь это обычные, или генеральные, определяющие основные различия между таксонами. Они подразделяются на количественные и качественные. Следующая группа – филетические, те, которые служат главным образом для филогенетических построений. Среди них выделяются аналогичные и гомологичные. Кладистические признаки – это те, которые используются последователями кладистического подхода к классификации. У них различают апоморфные и плезиоморфные состояния, причем значение имеют главным образом апоморфные, новообразованные состояния, в то время как плезиоморфные, примитивные, не так важны для кладистических построений. И, наконец, фенетические признаки, которые использовались последователями нумерического подхода к систематике. Как отмечает T.F. Stuessy (1990), последовательные приверженцы этого направления отождествляли сходство с родством и не ставили задачей отразить ход эволюции. Однако отказ от такого формального нумерического подхода вовсе не означает, что следует отказываться и от использования фенетических признаков. Дискретные, альтернативные признаки – фены – отражают генотипическую конституцию особи, а частота их встречаемости – генетические особенности группы особей. Фен является своеобразным косвенным индикатором генетических различий, которые можно использовать как маркеры генетического состава природных популяций (Яблоков, 1978; Васильев, 2005).

Не менее сложным и дискуссионным является вопрос об отборе, а следовательно, и об оценке признаков, с помощью которых растения диагностируются и определяется их положение в системе. Как отмечает E. Kellogg (2000), хорошая таксономия опирается главным образом на тщательную и критическую оценку таксономических, особенно морфологических признаков. Вопросу выбора признаков и их оценки с разных точек зрения посвящена обширная литература, как русскоязычная (Рокицкий, 1931; Терентьев, 1959; Балковский, 1962; 1967; Шмидт, 1962, 1963, 1964; Любичев, 1969а,б, 1972; Мамаев, 1968, 1970; Пименов, 1968, 1987; Смирнов, 1969, 1971; Тамарин, 1973; Ростова, 1980, 1984, 1985; Животовский, 1980а, б; Павлинов, 1989 и др.), так и иностранная (Sokal, Sneath, 1963; Wiley, 1975; Patterson, 1982; Neff, 1986; Wheeler, 1986; Rodrigues, 1986; Stuessy, 1990; Judd et al.,

1999; Kemp, 1999; Richards, 2003; Mishler, 2005 и др.). При этом уделяется большое внимание оценке генотипической и экологической доли в общей изменчивости признаков. Решению сложного вопроса о роли наследственности и среды в развитии признаков посвящены работы V.T. Shrikhande (1957), В.А. Драговцева (1966, 1969, 1972; Драговцев, Острикова, 1972), К.И. Sakai и Н. Mukaide (1967), Э.Х. Гинсбурга (Гинсбург, Драговцев, 1970), З.С. Никоро и П.Ф. Рокицкого (1972), С.П. Мартынова (1975), W.H. Wagner и D.M. Jonson (1981), однако все предлагаемые методы дифференциации требуют либо изучения нескольких поколений, либо специального выращивания в условиях контролируемой среды и поэтому мало приемлемы для массовых систематических исследований. Тем не менее исследования показали, что, с одной стороны, чем устойчивее признак на фоне изменяющихся условий, тем большую роль в его формировании играют генетические структуры (Глотов, Семериков, 1978), и, с другой стороны, чем шире норма реакции данного признака, тем меньше доля генетической компоненты в его общей изменчивости, т.е. его наследуемость, тем менее эффективен отбор (Берг и др., 1973). Эти наблюдения, основанные на изучении изменчивости признаков, помогают провести предварительную оценку их наследственной обусловленности без трудоемких специальных исследований.

А.Л. Тахтаджян (1966), учитывая разную ценность признаков, основную трудность в их выборе для филогенетической классификации видит в возможности смешения признаков, возникших независимо в разных линиях эволюции и указывающих на степень эволюционной подвинутости, с признаками, определяющими родственные взаимоотношения. Первые он называет признаками уровня, а вторые – признаками родства. Развивая эту мысль, В.В. Зуев пишет, что признаки уровня обладают очень большой амплитудой изменчивости и высокой экологической пластичностью, характеризуют быстрые эволюционные изменения, в то время как признаки родства более устойчивы и отражают медленные эволюционные изменения. Биологически признаки уровня в значительной мере зависят от экологических условий, поэтому носят всеобщий характер и служат материалом для развития рядов изменчивости (гомологических рядов Вавилова или групп подобия в понимании М.Г. Попова). Чаще всего они носят количественный характер. Признаки родства, наоборот, чаще всего отражают черты отличия. Если признаки уровня наиболее важны для выживания вида, так как позволяют быстро приспособиться к изменяющимся условиям среды, признаки родства чаще всего характеризуют части и органы, полезные лишь на отдельных этапах эволюции (Зуев, 1993).

А.Л. Тахтаджян (1966) различал два типа признаков уровня: конвергентные и параллельные. Конвергентное сходство неродственных между собой организмов, возникающее благодаря длительному воздействию сходных условий среды, обыкновенно не бывает глубоким и ограничивается только органами и тканями, непосредственно связанными с этим воздействием, поэтому оно всегда может быть обнаружено посредством детального морфологического анализа. Значительно более сложной представляется проблема параллелизма, особенно в ботанике, поскольку относительная простота растительных структур способствует их параллельной эволюции и морфологическое сходство у растений – значительно менее надежный показатель их родства, чем у животных. Это касается не только морфологических признаков, но даже физиологических особенностей. К примеру, существует мнение, что C_4 тип фотосинтеза в процессе эволюции у злаков возникал несколько раз (Edwards et al., 2010). Согласно И.И. Шмальгаузену (1946, с. 434, цит. по: Тахтаджян, 1966), «параллелизм означает независимое приобретение родственными организмами сходных признаков». Отсюда следует, что основой параллелизма является первоначальное сходство гомологичных структур, в результате чего повышается вероят-

ность и возникновения, и фиксации гомологических мутаций. Однако проблема осложняется тем, что при филогенетических построениях на основании признаков специфического сходства уникальность таких признаков всегда может оказаться под сомнением в результате дальнейших исследований. Нередко встречаются ситуации, когда группы сближаются по одному ряду признаков и различаются по другому. Возникает вопрос: какие признаки стоит считать решающими, которым следует отдать предпочтение при установлении филетических отношений между этими группами (Лебебкина, 1980).

В данной ситуации очевидна необходимость метода, при помощи которого можно было бы установить степень вероятности параллельного возникновения любой данной совокупности признаков. Решение проблемы А.Л. Тахтаджян видит в применении метода корреляционных плеяд, предложенного и развитого зоологом П.В. Терентьевым (Terentjew, 1931, цит. по: Тахтаджян, 1966). При изучении корреляционных плеяд важно выделить те их члены, средняя корреляция которых с другими членами является наибольшей, так называемые признаки-индикаторы. Поскольку такой признак-индикатор имеет максимальную корреляцию с другими членами данной плеяды, он имеет наибольшее таксономическое значение. Это позволяет давать исчерпывающую характеристику вида при помощи сравнительно немногих, но важных признаков. Но, с одной стороны, чем больше у двух анализируемых таксонов общих признаков-индикаторов, тем более вероятна их филогенетическая связь. С другой стороны, чем больше у двух рассматриваемых таксонов общих признаков, относящихся к разным корреляционным плеядам, тем менее вероятно их параллельное и независимое происхождение, тем вероятнее их родство (Тахтаджян, 1966).

Все вышеизложенное касается главным образом оценки филогенетической значимости признаков, между тем как диагностика остается одной из главных задач систематики.

М.А. Авена и Г.В. Пospelова (Авена, 1969; Пospelова, Авена, 1970) придерживаются мнения, что в своей практической работе систематики различают признаки по их классификационной ценности, а классификационную ценность определяют их изменчивостью. Н.С. Пробатова (1970), рассматривая вопрос о диагностической ценности признаков, указывает на необходимость учета положения вида в системе рода, поскольку признаки, устойчивые в одних группах, в других нередко оказываются случайными.

А.Д. Потемкин (Potemkin, 1998), исходя из разных задач систематики, предлагает оценивать признаки по трем параметрам: экологическому, таксономическому и филогенетическому. В основе всех этих оценок также лежит изучение изменчивости признаков.

Отдельного анализа заслуживает обзор молекулярно-генотипических признаков, которые в огромном количестве сейчас выявляются благодаря новым и совершенствующимся методам молекулярно-генетического анализа, но эта тема уже выходит за рамки исследования.

Вместе с тем, несмотря на повышенное внимание к исследованию и оценке признаков, Р.В. Камелин (2004, с. 213) отмечает, что «систематика растений, в отличие от систематики животных, имеет некоторые очень важные достоинства... Она... все же сохраняла типологические подходы к видам и методы мышления образами, несмотря на все попытки свести ее к науке, в основном оперирующей признаками. Поэтому в ней всегда интуитивная оценка как общего облика растения, так и отдельных групп признаков все же реально преобладала над строгим анализом все возрастающей совокупности признаков». Отмечая увеличивающееся разнообразие микроморфологических, биохимических, кариологических, иммунохимических, эм-

бриологических и молекулярно-генетических признаков, Р.В. Камелин справедливо предостерегает систематиков от того, чтобы этот все нарастающий объем самых разнообразных характеристик не заслонил собой реальные таксоны, которыми оперируют систематики.

2.2. Использование морфологических признаков для систематики рода *Poa*

Систематике мятликов и его отдельных групп посвящено огромное количество работ, и в основе всех, даже самых современных исследований, лежат классические морфологические признаки.

Подобно другим злакам, род мятлик не отличается большим разнообразием морфологических структур, поэтому набор признаков, используемых в их диагностике и систематике, невелик. При этом большое внимание обычно уделяется таким признакам, как опушение оси колоска, каллуса и поверхности нижней цветковой чешуи. Однако хорошо известно, что опушение может контролироваться несколькими генами и одинаковое состояние такого признака у представителей разных популяций не может безоговорочно трактоваться как результат одного и того же эволюционного события. У разных сравниваемых особей оно может быть унаследованным от одного и того же предка, может возникнуть независимо в результате одинаковых и даже разных мутаций, быть привнесённым в результате гибридизации с каким-то видом, принадлежащим совершенно другой филетической линии, или даже с разными видами, принадлежащими разным ветвям, и это необходимо принимать во внимание.

Оригинальные диагностические признаки для разграничения видов *Poa*, такие как количество веточек в нижнем ярусе метелки, характер поверхности влагалищ и соотношение между их длиной и длиной листовых пластинок, и даже признаки, которые выявляются при рассматривании листовой пластинки на просвет, предложил в своей сводке В. Штреккер (1931). Много новых признаков ввел в диагностические ключи Н.Н. Цвелев (1976а). Это такие признаки, как место расположения верхнего узла на стебле, характер поверхности стебля под соцветием, характер поверхности верхних цветковых чешуй над киями и между ними, длина пыльников. Обыкновенно большинство из них используется только для филогенетических построений, а Н.Н. Цвелев широко применял их для диагностики мятликов.

С внедрением в биологию методов компьютерной обработки данных некоторые систематики стали включать в анализ очень большое число признаков. Так, W. Rudnicka-Sterna (1972) для диагностики 20 видов польских мятликов использовала 150 состояний признаков цветковых чешуй и зародыша, выделив среди них особо ценные. Ими оказались: характер опушения в нижней части верхней цветковой чешуи, длина волосков (шипики) на ее киях, очертания зародыша и характер скульптуры его поверхности (последний признак относится уже скорее к анатомическим). Е.Я. Мирошниченко, Э.Х. Гинсбург и Н.Н. Завалишин (1974), исследуя апомиктические популяции *P. pratensis*, включили в анализ 40 признаков, касающихся всех органов растения. Е. Kellogg (1985), всесторонне исследуя трудную в систематическом отношении североамериканскую группу мятликов рода *P. secunda* Presl, использовала 60 морфологических параметров, в том числе множество нетрадиционных, таких как длина нижнего междоузлия оси колоска и форма лодикул. При этом благодаря тщательным исследованиям, включающим изучение изменчивости признаков у нескольких поколений, а также у растений, выращенных под контролем среды и в условиях интродукции, автором были сделаны обоснован-

ные выводы о том, какие признаки сильно изменяются в зависимости от условий произрастания, какие – слабо, а какие не изменяются вообще, и соответственно дана их оценка.

Использование такого большого числа признаков, среди которых много мелких, незначительных, было обусловлено идеями нумерической таксономии, согласно которым тем объективнее картина сходства – различия между таксонами, чем больше признаков включено в анализ. По-видимому, обращаться к большинству из этих признаков следует лишь для установления филогенетических отношений в группах морфологически близких видов или для более четкого разграничения видов, морфологически близких, но хорошо различающихся по другим критериям. В обычной же практике использование такого большого числа и столь мелких признаков совершенно неоправдано.

Для оценки признаков, используемых в систематике сибирских мятликов, была сделана попытка изучения их изменчивости. Поскольку, как уже отмечалось ранее, изменчивость признака и его значение для систематики в разных секциях могут быть неодинаковыми, исследования проводились отдельно для разных секций. Количественные и качественные признаки исследовались по отдельности. В каждой секции исследовалось от 120 (*Poa*, *Stenopoa*) до 25 (*Abbreviatae*) особей, при отборе материала обращалось особое внимание на то, чтобы охватить весь диапазон изменчивости. Поскольку исследования носят локальный характер, то и полученные данные об изменчивости признаков внутри различных секций касаются главным образом территории Сибири. Разумеется, при характеристике изменчивости на секционном уровне принимались во внимание и виды, не произрастающие в Сибири, тем не менее данное исследование не претендует на полную охвата всего диапазона морфологической изменчивости *Poa*.

2.2.1. Качественные признаки

Как известно, в отличие от количественных признаков, изменчивость которых нередко в значительной степени обусловлена окружающей средой, проявления качественных признаков значительно в большей мере обусловлены генотипом. Как правило, они прямо не зависят от условий произрастания и могут служить маркерами для изучения и эволюционных процессов как на видовом, так и на популяционном уровне. По этой причине исследованию качественных признаков уделяется значительно больше внимания. Именно качественные признаки, являющиеся индикаторами генетического родства, представляют наибольшую ценность для систематики (Davis, 1977).

В систематике мятликов чаще всего используются следующие качественные признаки (Рожевиц, 1934; Bor, 1952; Цвелев, 1976a; Edmondson, 1980; Kellogg, 1985; Пробатова, 1985; Олонова, 1990b; Soreng, 2007):

- 1 – форма стебля при основании: цилиндрический или сплюснутый;
- 2 – поверхность влагалищ нижних листьев: голые, покрытые очень мелкими прямыми шипиками, покрытые загнутыми книзу шипиками, покрытые волосками;
- 3 – поверхность стебля под метелкой: гладкий, покрыт округлыми бугорками, покрыт загнутыми книзу шипиками;
- 4 – поверхность края листовой пластинки: на ощупь гладкая или острошероховатая;
- 5 – форма верхушки листовой пластинки: заостренная, тупая или в форме башлычка, образованного срастанием краев листа;
- 6 – поверхность язычка: практически голый (т.е. либо голый совершенно, либо покрыт шипиками, или в срединной части имеется несколько волосков, не превы-

шающих 0.06 мм), равномерно покрыт короткими волосками длиной 0.03–0.06 мм, покрыт длинными волосками от 0.06 до 0.25 мм;

7 – поверхность веточек метелки: голые, покрытые длинными относительно редкими шипиками, густо покрыты мелкими шипиками;

8 – поверхность оси колоска: голая, покрыта мелкими бугорками, покрыта шипиками, покрыта волосками;

9 – поверхность каллуса нижних цветковых чешуй: голый, с редким пучком длинных извилистых волосков, с густым пучком;

10 – поверхность краевых жилок нижних цветковых чешуй: голые, слабо опушенные, обильно опушенные;

11 – поверхность промежуточных жилок нижних цветковых чешуй: голые, слабо опушенные, обильно опушенные;

12 – поверхность нижних цветковых чешуй между жилками: голые, слабо опушенные, обильно опушенные;

13 – поверхность килей верхних цветковых чешуй: покрыты густыми мелкими шипиками, покрыты длинными шипиками, покрыты волосками;

14 – поверхность верхних цветковых чешуй между жилками: голые, слабо опушенные, обильно опушенные;

15 – наличие или отсутствие воскового налета.

Кроме того, в систематике мятликов принято рассматривать как качественные такие количественные признаки, как:

16 – длина колоска: до 5 мм, свыше 5 мм ;

17 – длина язычка: до 1 мм, от 1 до 1.5 мм, от 1.5 до 2 мм, свыше 2 мм.

Эти признаки также имеют различную как диагностическую, так и филогенетическую ценность, и, как у количественных признаков, их оценка в значительной мере зависит от их изменчивости; так же как и у количественных, роль качественных признаков в разных секциях неодинакова.

Поскольку качественные признаки очень часто являются не только признаками родства, но и служат для разграничения видов, изучению их изменчивости следует уделять особое внимание, постольку недооценка их изменчивости в популяциях часто приводит к необоснованному описанию таксонов.

1. Характер поверхностей килей верхних цветковых чешуй является одним из наиболее важных качественных признаков. На основании этого признака строил свою систему рода Н. Oettingen (1925). Н.Н. Цвелев (1976а) и Н.С. Пробатова (1985) придавали этим характеристикам большое значение при построении своих филогенетических систем. Особое внимание обращала на этот признак W. Rudnicka-Sterna (1972), отмечая его устойчивость как на видовом, так и на секционном уровне. Изучение его варьирования как на видовом, так и на популяционном уровне подтвердило его высокую ценность и как диагностического, и как филогенетического. Более подробно он будет рассмотрен в разделе, касающемся анатомических признаков.

2. Опушение нижних цветковых чешуй между жилками, которое нередко встречается у видов, произрастающих в условиях неблагоприятного, чаще низкотемпературного режима, является одной из наиболее ярких и заметных характеристик.

Опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями отличаются виды секций *Alpinae* и *Cenisiae*, ряд видов секций *Abbreviatae* и *Stenopoa*.

В секциях *Alpinae* и *Cenisiae* этот признак считается постоянным на уровне секции, однако вопреки распространенному мнению относительно часто встречаются особи, у которых опушение между жилками практически не выражено. Н.Н. Цвелев (1968) также отмечает, что у близких видов *P. lipskyi* Roshev. и *P. malacantha* Kom. этот признак не постоянный. У некоторых дальневосточных видов этой секции

(*P. neosachalinensis* Prob.) нижние цветковые чешуи между жилками голые, у других (*P. beringiana* Prob., *P. macrocalyx* Trautv. et Mey.) преобладают особи с голыми чешуйками, хотя встречаются и с опушенными (Пробатова, 1985).

Исследования показали, что в секциях *Alpinae* и *Cenisiae* на территории Сибири растения с голыми между жилками нижними цветковыми чешуями встречаются не так уж редко и практически по всей сибирской части ареала. Популяционные исследования агрегата *P. smirnovii* Roshev. (см. гл. 3) показали, что особенно высока встречаемость растений с голыми между жилками чешуями на Юго-Восточном Алтае и прилегающей к нему территории Тувы (рис. 2.1). Среди *P. arctica* также нередко особи с голыми между жилками нижними цветковыми чешуями, но в популяциях всегда преобладают особи с хорошо опушенными чешуями. Однако исследование массового материала с низовьев Лены выявило преобладание особей с голыми между жилками нижними цветковыми чешуями. У *P. alpina* на территории Сибири также встречаются особи с голыми между жилками нижними цветковыми чешуями, но значительно реже. В целом же в распространении этого фена, или состояния признака, не наблюдается отчетливой географической закономерности – он встречается и в высоких широтах, и в высокогорьях Южной Сибири, и его проявление обусловлено скорее экологически.

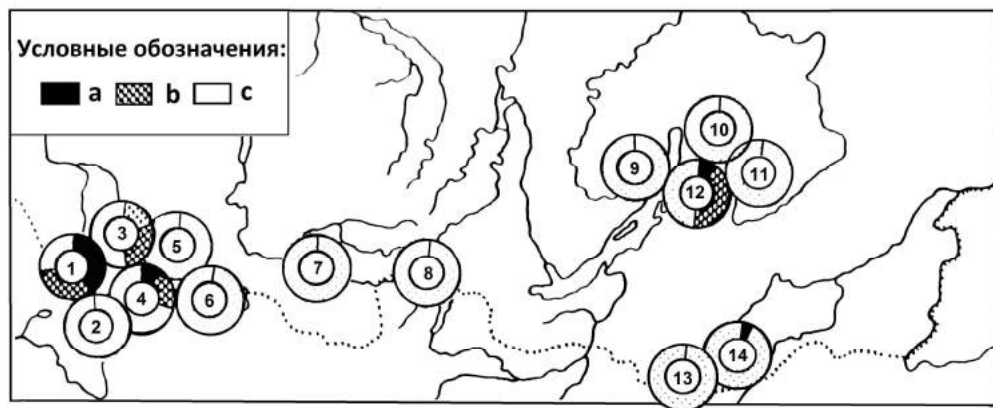


Рис. 2.1. Частоты встречаемости форм агрегата *Poa smirnovii* с различной поверхностью нижних цветковых чешуй в разных популяциях:

1–6 – *P. mariae* Reverd., 7–14 – *P. smirnovii* s. str. (местонахождение популяций см. в тексте, гл. 3);
а – опушение между жилками отсутствует вообще; в – опушение скудное или только с одной стороны чешуи; с – опушение хорошо выражено

Для видов секции *Nivicolae* опушение между жилками нижних чешуй в общем не характерно, однако это состояние изредка встречается у отдельных особей *P. irtutica* Roshev. Н.С. Пробатова (1973а) предполагает гибридное происхождение этого вида и в качестве одного из предков называет *P. smirnovii*. И действительно, проявление этого фена в секции, для которой он совершенно не характерен, является хорошим аргументом в пользу гибридного происхождения *P. irtutica*.

У *P. sibirica* Roshev. и *P. insignis* Litv. ex Roshev. – сибирских представителей секции *Macropoa* – на цветковых чешуях отсутствует вообще какое бы то ни было опушение. Отмечающееся В.К. Пазий (1962) опушение нижней цветковой чешуи у *P. sibirica* нельзя признать таковым, поскольку в тех редких случаях, когда оно наблюдается, оно образовано не волосками, а короткими острыми прижатыми шипиками, покрывающими, как правило, не только цветковые, но и колосковые чешуи.

В секциях *Abbreviatae* и *Stenopoa* также нередко присутствует этот фен, однако, в отличие от вышеназванных секций, здесь он встречается только у ограниченного числа видов.

Из сибирских представителей секции *Abbreviatae* опушенные между жилками нижние цветковые чешуи характерны для *P. abbreviata*. При этом ни среди сибирских материалов, ни среди материалов из других регионов не приходилось видеть *P. abbreviata* с голыми между жилками нижними цветковыми чешуями. Возможно, это объясняется относительно небольшим объемом изученного материала, поскольку вид имеет узкий ареал и довольно редок.

В секции *Stenopoa* характер поверхности нижних цветковых чешуй – наиболее яркий качественный признак. Нередко опушение нижних цветковых чешуй между жилками становилось поводом для описания новых видов. Здесь следует отметить, что вопрос о видовых границах в этой секции настолько сложен, а границы между видами настолько расплывчаты, что исследовать частоты встречаемости этих фенов целесообразно не в пределах отдельных видов или даже видовых агрегатов, а в эволюционных группах. В секции сравнительно хорошо прослеживаются четыре эволюционные ступени (эколого-морфологические группы), маркером которых является высота расположения верхнего узла (признак, предложенный Н.Н. Цвелевым, 1976a). *Poa. glauca* и другие родственные ему виды, принадлежащие к секции *Stenopoa*, но имеющие гибридное происхождение и образующие самостоятельную эволюционную ветвь, обычно рассматриваются отдельно. Как дополнительные используются также соотношения между длиной метелки и ее веточек и между длиной влагалища листа и его пластинки. Так, на I ступени находятся мезоморфные виды, верхний узел у которых располагается, как правило, выше середины стебля. На II ступени находятся ксеромезоморфные виды, верхний узел у которых расположен главным образом между серединой и нижней третью стебля. Третьей ступени принадлежат мезоксероморфные виды, верхний узел которых обыкновенно расположен в верхней части нижней трети стебля, и на IV ступени – ксероморфные виды, верхний узел которых, как правило, располагается в нижней части нижней трети стебля, т.е. при его основании.

В секции *Stenopoa* опушение нижних цветковых чешуй между жилками появляется на высоких ступенях, у мезоксероморфных *P. argunensis* Roshev., *P. reverdattoi* Roshev., *P. filiculmis* Roshev. – на III ступени и у ксероморфных, *P. koelzii* Bor, *P. glauca*, *P. altaica* Trin. – на IV ступени. Изредка негустое и малозаметное опушение в самой нижней части нижней цветковой чешуи встречается и у мезоксероморфного *P. stepposa* (Krylov) Roshev. Н.Н. Цвелев (1964) указывает, что такие «параллельные» виды, один из которых имеет опушение между жилками, а другой не имеет, встречаются в секции *Stenopoa* довольно часто, при этом ареал первого всегда полностью укладывается в ареал второго. Различий в экологической приуроченности между этими видами обычно также не обнаруживается, и поэтому высказывается мнение, что, возможно, правильнее было бы рассматривать виды с опушением между жилками как разновидности видов, не имеющих такого опушения. В связи с этим вопрос распространения этого признака имеет очень большое значение для систематики секции и исследование на сибирском материале частот проявления этого фена в секции в целом и в различных эволюционных группах представляет немалый интерес. Кроме того, изучение распространения этого состояния в секции в целом и проявление его на разных ступенях эволюции помогут сделать более обоснованные заключения филогенетического характера. Ввиду особой важности этого признака исследование проводилось как на уровне эволюционных ступеней, так и на популяционном.

Всего было исследовано 250 особей III ступени (эколого-морфологические группы) и 170 особей IV ступени. Как уже сообщалось, у образцов I и II ступеней

изучаемое состояние признака не отмечалось вообще, в III группе особи с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями составили 18,40 %. В группе наиболее ксероморфных мятликов (IV ступень) число особей с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями резко возрастает и составляет уже 43,53 %. В географическом отношении растения с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями сконцентрированы в основном в двух районах Южной Сибири: в западной части (на Алтае, в Хакасии и пограничных с Алтаем районах Тувы) и в восточной (главным образом в междуречье Шилки и Аргуни). Несколько популяций было зарегистрировано в Якутии (Олекминский район) и на северо-востоке континента, в пределах ареала *P. filiculmis*. В западной части концентрация растений с опушенными между жилками чешуями оказалась заметно ниже, чем в восточной, а с 96 по 112° в.д. они, за единственным известным исключением, не были обнаружены вообще, хотя условия для произрастания *P. argunensis* там вполне подходящие.

Исследование варьирования этого признака в популяциях различных видов секции показало значительную его изменчивость. Так, в популяциях *P. koelzii* число особей с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями варьировало от 50 % (Сайлюгем) до 100 %, в то время как у *P. argunensis* у всех исследованных особей опушение было развито нормально (рис. 2.2). Наибольшей изменчивости исследуемый признак достигает у видов рода *P. glauca*. Результаты детального исследования этого признака описаны в гл. 3.

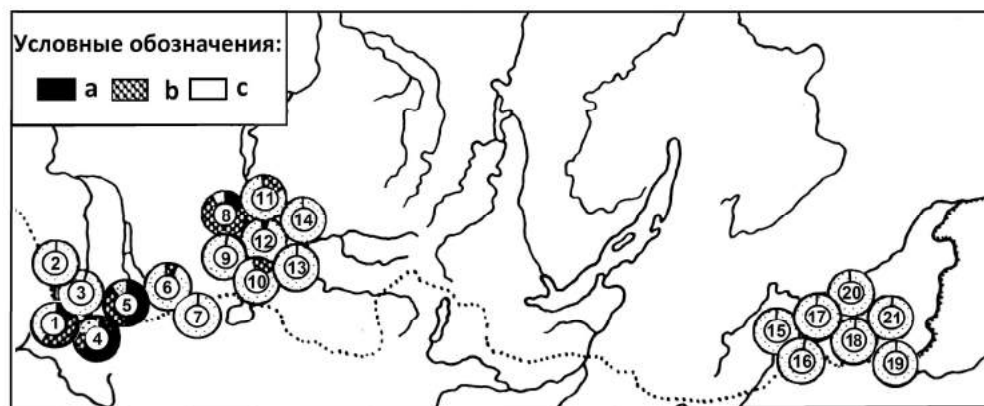


Рис. 2.2. Частоты встречаемости форм *P. argunensis* и *P. koelzii* в популяциях 1–21 с различной поверхностью нижних цветковых чешуй:

a – опушение между жилками отсутствует вообще; *b* – опушение скудное или только с одной стороны чешуи; *c* – опушение хорошо выражено

3. Характер поверхности между жилками верхних цветковых чешуй тесно связан с характером опушения между жилками нижних цветковых чешуй, но обыкновенно более устойчив. У видов, которым обычно присуще опушение между жилками нижней цветковой чешуи, опушение между жилками верхней сохраняется даже у особей с голыми между жилками нижними цветковыми чешуями. Это помогает различить в сомнительных случаях *P. arctica* и *P. sublanata* Reverd., когда у относительно крупноколосковых особей *P. arctica* отсутствует опушение между жилками нижних цветковых чешуй.

4. Характер поверхности краевых и промежуточных жилок нижней цветковой чешуи имеет в систематике мятликов очень ограниченное значение. Краевые жилки почти у всех сибирских мятликов, за исключением *P. sibirica* и *P. insignis*

(секция *Macropoa*), в той или иной мере опушены. Лишь у ксероморфных видов секции *Stenopoa* иногда происходит редукция опушения до его полного исчезновения у подавляющего числа особей популяции. Промежуточные жилки обыкновенно бывают опушены у тех видов, у которых нижние цветковые чешуи опушены между жилками, и, кроме того, у *P. sublanata* (секция *Poa*) и описанной С.В. Гудошниковым *P. sobolevskiana* Gudosh. Последняя отличается от *P. alpigena* главным образом по наличию опушения на промежуточных жилках нижней цветковой чешуи. Исследование частот встречаемости этого фена в Сибири показало, что у видов с голыми между жилками нижними цветковыми чешуями он чрезвычайно редок и помимо вышеупомянутой *P. sobolevskiana*, которая является узким эндемиком высокогорий Западной Тувы, был обнаружен только один раз у *P. alpigena* (Blytt) Lindman на северо-западном побережье Байкала.

5. Характер поверхности каллуса нижней цветковой чешуи, а точнее, наличие или отсутствие пучка длинных извилистых волосков на ее каллусе, также широко используемый в систематике мятликов признак. У сибирских мятликов он постоянный в большинстве секций. Пучок всегда отсутствует в секциях *Alpinae*, *Macropoa* и *Micranthera*. У сибирских видов секции *Abbreviatae* каллус также обыкновенно голый, однако Н.Н. Цвелев (1964) допускает у *P. abbreviata* наличие на каллусе небольшого пучка волосков. Всегда присутствует пучок на каллусе у сибирских видов секций *Arenaria*, *Cenisiae*, *Poa*, *Homalopoa*, *Pandemos* и *Oreinos*. Некоторой изменчивостью отличается этот признак в секции *Nivicolae*: если у *P. verczaginii* Tzvelev каллус нижних цветковых чешуй всегда с пучком волосков, то у *P. ircutica* он часто бывает голым.

Наибольшей изменчивости этот признак достигает в секции *Stenopoa*. Нередко растения этой секции с голым каллусом выделялись в качестве самостоятельных видов. Исследования изменчивости этого признака в секции показали, что в I эколого-морфологической группе из 170 исследованных образцов *P. palustris*, *P. nemoralis* и промежуточных форм только у 13 (7.47 %) был голый каллус, при этом 7 из них были собраны в Туве и по одному образцу из Алтайского края, Прибайкалья, Томской, Кемеровской и Читинской областей и Якутии.

Во II эколого-морфологической группе, куда включены виды, входящие в агрегат *P. urssulensis* Trin. (собственно *P. urssulensis*, *P. krylovii* Reverd.), а также близкие к ним формы, количество особей с голым каллусом резко возрастает и достигает 30.56 % (22 из 72). Если проследить географическое распределение этого фена у особей II группы, то обнаруживается, что наибольшая часть образцов с голым каллусом обитает на территории Тувы. Отмечается он и в Западной Сибири, и в Восточной. Это говорит о том, что изучаемый фен в данной группе не сконцентрирован в определенной части ареала, хотя и проявляется в разных его частях. В III группе, включающей *P. stepposa*, *P. botryoides*, *P. ochotensis*, *P. argunensis*, *P. reverdattoi*, *P. pseudodahurica*, *P. skvortzovii* Prob., *P. filiculmis* и близкие к ним формы, из 250 исследованных образцов только 32 (12.8 %) оказались с голым каллусом. Большинство из них было собрано в Восточной Сибири. Наибольшая частота проявления этого фена обнаружилась у наиболее ксероморфных мятликов (IV группа), куда входят *P. attenuata* Trin., *P. koelzii*, гибридогенный комплекс *P. albertii* Regel и многочисленные промежуточные формы. В этой группе с голым каллусом насчитывалось 25.29 % особей. Нередко этот фен оказывается сопряженным с опушенной осью колоска. Особой географической приуроченности его не отмечено, но заметно, что он более тяготеет к степным территориям (см. рис. 3.31).

Исследование проявления состояний этого признака в популяциях наиболее ксероморфных мятликов (IV группа) и *P. glauca* также выявило его высокую внутривидовую изменчивость (см. гл. 3). Не проявляет этот признак устойчивости

и в популяциях. В одной популяции нередко присутствуют особи как с голым каллусом, так и с хорошо развитым пучком волосков (рис. 2.3, А).

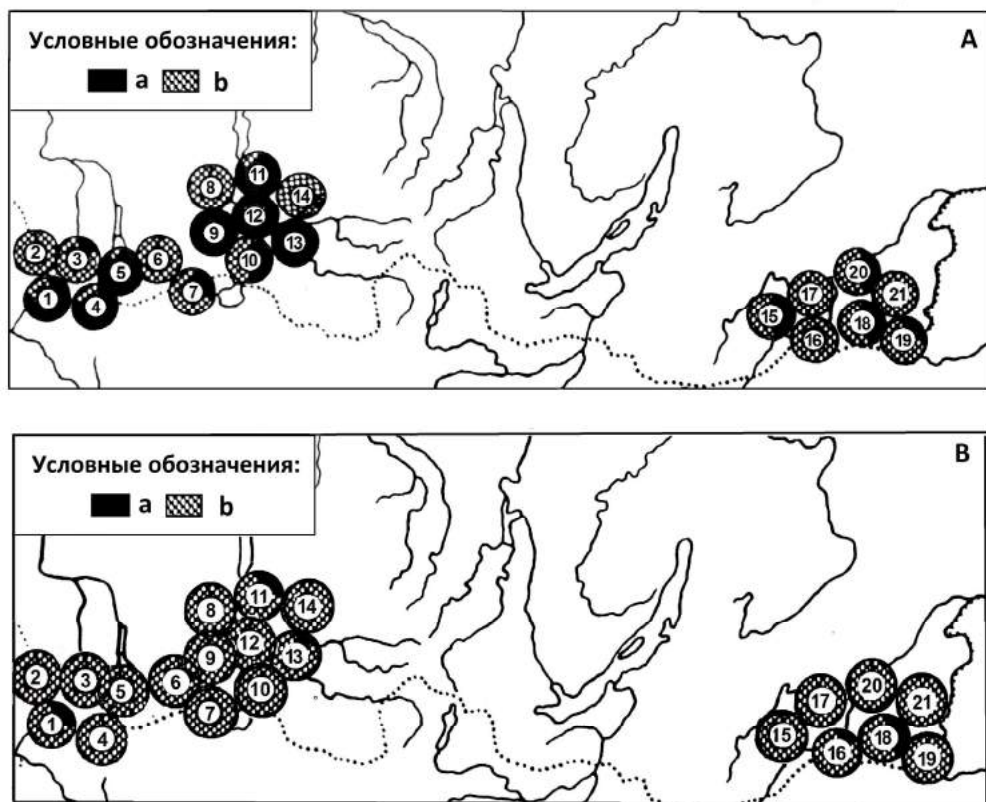


Рис. 2.3. Частоты встречаемости различных форм *P. argunensis* и *P. koelzii* в популяциях 1–21:

А – формы с различной поверхностью каллуса нижних цветковых чешуй;

В – с различной поверхностью оси колоска; а – опушение,

или пучок волосков отсутствует вообще; б – опушение или пучок волосков хорошо выражен

6. Характер поверхности оси колоска. Ось колоска у сибирских мятликов может быть и совершенно гладкой или покрытой мельчайшими бугорками, бывает покрыта жесткими полуприжатыми шипиками или в той или иной мере опушена. В обычной же практике при систематических исследованиях *Poa* различают только два состояния этого признака: ось колоска голая и ось колоска опушенная. В секциях *Poa*, *Homalopoa*, *Pandemos*, *Micranthera* и *Oreinos* этот признак является постоянным. У всех исследованных особей *P. bulbosa* (единственный в Сибири представитель секции *Arenariae*) также отмечались только голые оси колоска. В секции *Abbreviatae* у *P. abbreviata* иногда ось колоска бывает покрыта тонкими шипиками, которые можно принять за волоски. В целом же у обоих сибирских видов секции она обыкновенно голая и гладкая. В секциях *Alpinae* и *Cenisiae* этот признак варьирует весьма хаотично, вне всякой связи с другими существенными признаками и независимо от географического положения. У *P. sibirica* (*Macropoa*) наблюдаются практически все состояния этого признака, но они сильно варьируют даже в пределах популяций. В этих секциях он явно не представляет диагностической ценности. Иначе дело обстоит в секции *Stenopoa*, где различные состояния этого признака не только служат для разграничения двух морфологически близких видов *P. palustris* и *P. nemoralis*, но и являются маркерами двух филетических линий, берущих начало

от них. Поэтому исследование изменчивости этого признака и географического распределения фенов представляет интерес (как и в предыдущих случаях, частоты встречаемости этих фенов исследовались не в пределах отдельных видов, а в эволюционных группах).

Рассмотрение частот состояний этого признака в I группе показало, что из 174 исследованных особей опушенная ось колоска была отмечена у 52 (29.89 %), а у 122 (70.11 %) – голая. Во II группе рассматриваемый признак не имеет такого высокого диагностического значения. У *P. urssulensis* большинством авторов вообще допускается как голая, так и опушенная ось колоска. Опушенная ось колоска была обнаружена у 38.89 % исследованных образцов II группы в целом и у 32 % исследованных *P. urssulensis* s. str. В отличие от мезофильных видов I группы, во II группе заметно преобладание растений с опушенной осью колоска в Восточной Сибири (см. рис. 3.23), хотя и в целом у южной границы России (в пределах Сибири) число особей с опушенной осью колоска относительно велико.

В III группе у 100 особей из 250 (40 %) ось колоска была опушена, а у 150 особей (60 %) этот фен не проявлялся. В этой группе обращает на себя внимание высокая концентрация особей с опушенной осью колоска в восточной части ареала, обусловленная распространением там *P. skvortzovii* – восточноазиатского вида, не продвигающегося западнее 103° в.д. (см. рис. 3.28, 3.29).

IV группа отличается наибольшим полиморфизмом, однако опушению оси колоска в диагнозах относящихся к ней видов обычно не придается значения. Просмотр гербарных материалов показывает, что опушенная ось колоска встречается одинаково часто у всех видов этой группы (у *P. attenuata* – 80 %, у *P. attenuata* var. *dahurica* (Trin.) Griseb. ex Krylov – 79 %), однако географическая приуроченность этого фена у них различна. Если у *P. attenuata* растения с опушенной осью колоска заметно тяготеют к Восточной Сибири, особенно к району оз. Байкал, то у *P. koelzii* формы с опушенной и неопушенной осью колоска встречаются здесь почти одинаково часто (голая – 53 %, опушенная – 47 %) и распространены практически равномерно по всей сибирской части ареала (см. рис. 3.31, В). Внутрипопуляционная изменчивость частот этого признака у видов IV группы, так же как и у aggr. *P. glauca*, тоже высока (см. гл. 3). Этот признак, как и предыдущий, не проявляет устойчивости в популяциях. В одной популяции могут присутствовать особи как с голой, так и с хорошо опушенной осью колоска (рис. 2.3, В).

Исследование варьирования частот и распространения состояний этого признака показало, что, хотя в большинстве секций его нельзя считать диагностическим вследствие его высокого и беспорядочного варьирования, он обладает несомненной филогенетической ценностью как маркер линий развития.

7. Длина язычка в определительных ключах *Poa* нередко рассматривается как качественный признак. Исследования показали, что он слабо коррелирует с остальными и очень мало зависит от условий произрастания. Подобно качественным, он в значительной мере обусловлен генетически и является в большей степени признаком родства в понимании А.Л. Тахтаджяна (1966). Особую роль этот признак играет в систематике сложной секции *Stenopoa*, поэтому имеет смысл рассмотреть его изменчивость и в этом разделе.

В систематике секции *Stenopoa* принято различать пять состояний этого признака, но иногда, когда рассматривается небольшое число видов, первое и второе состояния для удобства объединяют (Рожевиц, 1934; Цвелев, 1976а; Пробатова, 1985 и др.): менее 1 мм, от 1 до 1.5 мм, от 1.5 до 2 мм, от 2 до 3.5 мм, свыше 3.5 мм. Изменчивость частот проявлений состояний здесь, как и в предыдущем анализе, рассматривается на уровне эволюционных групп (ступеней). Поскольку в сибирских популяциях *P. nemoralis*, как показывают исследования, длина язычка колеблется от

1 до 1.4 мм, а *P. sphondylodes* Trin., имеющий язычок длиннее 3.5 мм, был обнаружен лишь недавно в Западной Туве и на Алтае, в анализе будут рассматриваться три состояния признака: до 1.2 мм (короткий язычок), от 1.2 до 2 мм (средний язычок), свыше 2 мм (длинный язычок).

В I группе представлены особи как с коротким язычком (*P. nemoralis*), так и с длинным (*P. palustris*) и, вероятно, гибридогенные формы, имеющие «промежуточную» длину более 1, но менее 2 мм. В целом же в этой группе преобладают особи с длинным язычком (76.9 %), 20 % составляют особи с коротким язычком и 3.1 % – со средним. Во II группе, включающей гибридогенный агрегат *P. urssulensis*, численно преобладают образцы с коротким и средним язычком (соответственно 24 и 50 %), с длинным – всего 26 %. Особенности географического распространения различных форм отмечено не было (см. рис. 3.14). В III группе длина язычка снова приобретает диагностическое значение – это один из основных признаков различия между *P. stepposa* и *P. skvortzovii*. Третья группа представлена главным образом видами, продолжающими естественные филогенетические линии, и содержит сравнительно мало гибридных форм. Здесь численно преобладают (67.7 %) особи с длинным язычком, доля особей с коротким язычком достигает 27.7 %, а число особей с язычком средней длины составляет 4.6 %. Поскольку *P. skvortzovii*, имеющий короткий язычок, распространен только в Восточной Сибири, а другие формы с укороченным язычком встречаются довольно редко, фен редукции язычка в этой группе существенно смещен к востоку. В IV группе исследования этого признака также выявили его высокую изменчивость. Он не имеет серьезного таксономического значения, поскольку сильно варьирует даже в пределах популяций (см. рис. 3.30). В этой группе за счет существенного увеличения доли особей с язычком средней длины (27.7 %) снижается доля особей с коротким язычком (8 %) и не намного (64.6 %) – с длинным. Все три состояния этого признака отмечаются по всему ареалу группы, при этом заметной связи с другими признаками не обнаруживается. У видов родства *P. glauca* длина язычка тоже варьирует весьма хаотично, но чаще других отмечается состояние от 1 до 1.5 мм (см. гл. 3). Исследования показали, что этот признак может иметь лишь ограниченное диагностическое значение, но вполне заслуживает внимания как филогенетический.

8. Характер поверхности веточек метелки – признак, практически постоянный во всех секциях, кроме секции *Poa*, – там у высокогорных или арктических видов веточки могут становиться почти гладкими. Этот признак используется весьма ограниченно, в качестве дополнительного. В сомнительных случаях по этому признаку можно отличить виды секции *Stenopoa*, веточки которых как бы граненые, по ребрам всегда густо покрытые мелкими шипиками.

9. Характер поверхности язычка – признак, применение которого в систематике мятликов в целом очень ограничено. Хотя абсолютно голый язычок встречается у мятликов довольно редко, шипики, более или менее густо покрывающие язычок, у большинства видов обычно малозаметны. Тем не менее в отдельных секциях, в частности в секции *Macropoa*, волоски, покрывающие язычок, могут достигать значительной длины, а сам признак приобретает очень важное филогенетическое и диагностическое значение.

Опушение язычка – один из основных признаков, по которым Д.И. Литвинов (1934) отличает описанный им *P. insignis* от близкого к нему *P. sibirica* (см. гл. 3).

Детальные исследования *P. pratensis* (секция *Poa*) показали, что в Восточной Сибири время от времени встречаются достаточно крупные экземпляры этого вида и близкого к нему *P. raduliformis* Prob. с язычками нижних листьев, густо покрытыми довольно длинными волосками. По-видимому, это еще раз подтверждает возможность гибридизации между видами секций *Macropoa* и *Poa*.

10. Характер поверхности стебля под метелкой также не относится в систематике мятликов к числу первостепенных признаков и обыкновенно проявляет постоянство в пределах секций. Исключение составляет секция *Stenopoa*, где поверхность стебля под метелкой может варьировать от почти гладкой, покрытой мельчайшими бугорками, до усаженной по ребрам довольно длинными, загнутыми шипиками. На особенности стеблевой эпидермы при характеристике видов этой секции большое внимание обращал Р.Ю. Рожевиц (1934) и даже использовал этот признак в ключе, выделяя следующие состояния: гладкий или почти гладкий, мелко шершавый, шершавый, очень сильно шершавый, грубо шершавый. G.H. Serbanescu (1968) предлагал использовать этот анатомический критерий для разграничения близких видов *P. stepposa* и *P. sterilis* М.В. Н.Н. Цвелев (1968, 1976а) также использует этот критерий для диагностики ксероморфных видов секции, в частности как один из признаков для разграничения *P. stepposa* и *P. ochotensis* Trin., *P. botryoides* и *P. attenuata*. J.R. Edmondson (1980) по характеру поверхности стебля отличает *P. pannonica* A. Kerner от близкого вида *P. versicolor* Besser.

Внимательное изучение обширного материала с территории Сибири и Дальнего Востока, сравнение особей одного вида из разных горных поясов и равнинных степей показало, что, хотя определенные тенденции в строении поверхности эпидермы стебля и прослеживаются (Олонова, 2003), из-за очень сильной вариабельности использоваться этот признак может только как вспомогательный.

11. Характер поверхности влагалищ нижних листьев, как и предыдущий признак, не имеет серьезного значения в систематике большинства секций. Будучи постоянным в одних (*Alpinae*, *Arenariae*, *Pandemos*, *Homalopoa*, *Micranthera*, *Oreinos*), в других (*Macropoa*, *Stenopoa*) он варьирует настолько сильно и непредсказуемо, что использование его там теряет всякий смысл. Тем не менее в секции *Poa* он используется для разграничения близких видов *P. pratensis*, *P. raduliformis* и *P. sergievskajae* Prob. (Пробатова, 1971, 1985). Исследования показали некоторую изменчивость частот данных фенотипов и определенные отличия сибирской группы от европейской. Результаты исследования изменчивости этого признака у видов *aggr. P. pratensis* подробно рассматриваются в гл. 3 (рис. 2.4).

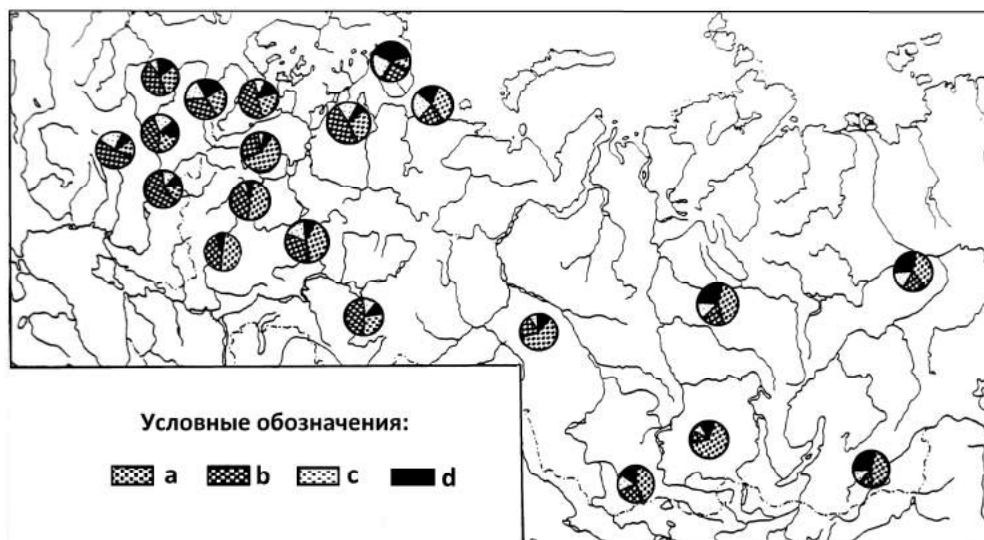


Рис. 2.4. Частоты встречаемости форм *P. pratensis* с различным характером поверхности влагалищ нижних листьев:
а – голая; б – шероховатая; в – щетинистая; д – опушенная

12. Форма нижней части стебля и влагалищ нижних листьев также является важным дискриминатором секционного уровня. Наряду с признаками жизненной формы необычная, сильно сплюснутая форма стебля отличает секцию *Tichopoa* от близкой к ней *Stenopoa*. Сильно сплюснутый стебель характерен для *P. remota* Forsell. (секция *Homalopoa* Dum.). В систематике видов, близких к *P. pratensis*, также используется этот признак. Особи с уплощенной нижней частью стебля выделяются в отдельную разновидность var. *anceps* Gaud., которая приводится как для Центральной Европы (Hegi, 1906), так и для Сибири (Крылов, 1928). Н.С. Пробатова (1985) отличает *P. sergievskajae* и *P. raduliformis* от *P. pratensis* s. str. сплюснутыми и килеватыми влагалищами.

Просмотр гербарных материалов по всему ареалу *P. pratensis* показал, что в той или иной степени сплюснутые в нижней части стебли характерны едва ли не для большинства особей и этот признак не обнаруживает ни географической, ни экологической приуроченности, ни явно выраженной сопряженности с другими морфологическими признаками, поэтому в систематике большинства секций он может использоваться только как дополнительный.

13. Восковой налет, нередко выраженный на всей поверхности растения или только на поверхности колосков, – явление у мятликов относительно редкое и чаще всего прослеживается в таких секциях, как *Poa* и *Cenisiae*, встречаясь, однако, и у отдельных представителей *Stenopoa* и *Abbreviatae*. Этот признак, хотя и отмечается в диагнозах некоторых видов секции *Poa*, может сильно варьировать в пределах отдельных видов, к тому же со временем на гербарном материале он может исчезнуть почти совсем, поэтому в целом для рода не имеет существенного диагностического значения. Тем не менее отчасти он может использоваться как филогенетический.

2.2.2. Количественные признаки

Для исследования диагностической ценности признаков, применяемых в систематике мятликов, была изучена изменчивость 24 количественных признаков, использующихся в ключах или потенциально полезных (V1 – общая высота растения, V2 – длина от основания до верхнего узла, V3 – длина от верхнего узла до основания метелки, V4 – длина влагалища верхнего листа, V5 – длина пластинки верхнего листа, V6 – ширина пластинки верхнего листа, V7 – длина язычка верхнего листа, V8 – длина метелки, V9 – ширина метелки, V10 – число веточек в нижнем ярусе метелки, V11 – длина наибольшей веточки метелки, V12 – число колосков на наибольшей веточке метелки, V13 – число цветков в колоске, V14 – длина колоска, V15 – длина верхней колосковой чешуи, V16 – ширина верхней колосковой чешуи, V17 – длина нижней колосковой чешуи, V18 – ширина нижней колосковой чешуи¹, V19 – длина нижней цветковой чешуи, V20 – ширина нижней цветковой чешуи, V21 – длина волосков на нижней цветковой чешуи, V22 – длина шипиков (волосков) на киях верхней цветковой чешуи (в условных единицах), V23 – длина пыльников, V24 – длина замкнутой части влагалища верхнего листа). Как известно, разделение по паре признаков обычно более успешно, чем по одному, и поэтому в систематике довольно часто используются соотношения признаков (Цвелев, 1976а; Елькин, Ищенко, 1979; Русанович, Сквиорцов, 1981; Русанович, 1981 и др.). Для изучения возможности применения

¹ Поскольку и колосковые, и цветковые чешуи у мятликов килеватые, измеряется ширина сложенной чешуи.

таких соотношений для диагностики и филогении сибирских мятликов были исследованы следующие соотношения: V25 – 2:3, V26 – 23:4, V27 – 8:9, V28 – 8:11, V29 – 9:11, V30 – 11:12, V31 – 15:16, V32 – 17:18, V33 – 19:20, V34 – 14:19, V35 – 15:17, V36 – 19:15.

Изменчивость признаков (средняя арифметическая, среднее квадратическое отклонение с их ошибками и коэффициенты вариации) была вычислена для каждой секции (Олонова, 1998в), за исключением *Poastena*, которая была описана сравнительно недавно. Вычисление средних значений признаков для 12 секций показало, что амплитуды изменчивости в большинстве случаев перекрываются и нет ни одного признака, достоверно разграничивающего все 15 секций мятликов, произрастающих на территории Сибири.

Предварительный анализ биометрических показателей выявил (рис. 2.5), что хотя вегетативные признаки более изменчивы, чем генеративные, по ним также имеются некоторые межсекционные различия. Вместе с тем заметна корреляция между этими признаками, и только по длине язычка (V7) все секции относительно выровнены, за исключением *Pandemos*, у которой длина язычка колеблется от 2.6 до 6.8 мм, в среднем составляя 4.51 мм. Наибольшие амплитуды колебания вегетативных признаков отмечены в секциях, включающих высокорослые виды. Там же отмечаются и наиболее высокие коэффициенты вариации. Существенное варьирование вегетативных признаков (коэффициенты вариации до 69.69 %) отмечалось также в многовидовых секциях *Poa* и *Stenopoa*, виды которых освоили различные экологические ниши, что сказалось на их облике. Именно эти секции отличаются наибольшим разнообразием морфологических структур. Из трех бинарных признаков, характеризующих метелку, наиболее показательными представляются признак V29 (отношение длины метелки к длине ее наибольшей веточки) и V27 – отношение длины метелки к ее ширине. Другие признаки, характеризующие метелку, оказались менее значимыми. Средние значения этих признаков у разных секций сближены, а коэффициенты вариации почти во всех секциях выше, чем у V27. Ценность такого признака, как степень замкнутости влагалищ верхнего листа (V26), несмотря на достаточно высокий коэффициент его вариации в отдельных секциях, представляется достаточно высокой, поскольку некоторые секции, особенно такие, как *Homalopoa* и *Macropoa*, хорошо отграничиваются от остальных именно по этому признаку.

В секции *Micranthera* ведущее значение имеют такие признаки, как длина пыльников и члеников колоска, форма метелки (Цвелев, 1976а; Пробатова, 1985; Soreng, 2007), однако последние признаки служат для отграничения *P. infirma* Kunth, который в Сибири не встречается. Два сибирских вида, принадлежащих к этой секции, удовлетворительно различаются по длине пыльников. Что касается длины члеников колоска, то она варьирует не в таких широких пределах, и особи с удлинёнными члениками оси обыкновенно встречаются в одних популяциях с растениями, ось колоска у которых имеет нормальную длину.

В систематике секции *Homalopoa* наиболее успешно используются такие признаки, как длина пыльников (она может колебаться у одних видов от 0.1 до 0.3 мм, от 0.2 до 1 мм у других и превышать 1.5 мм у третьих), толщина стебля, форма (степень сжатия) метелки и число веточек в ее узлах, степень замкнутости влагалищ. Уделяется также внимание такому признаку, как длина второго членика оси колоска (Soreng, 2007). Из сибирских мятликов к этой секции принадлежит к только *P. remota* Forsell., находящийся здесь почти в реликтовом состоянии и отличающийся оригинальностью и малой изменчивостью морфологических структур.

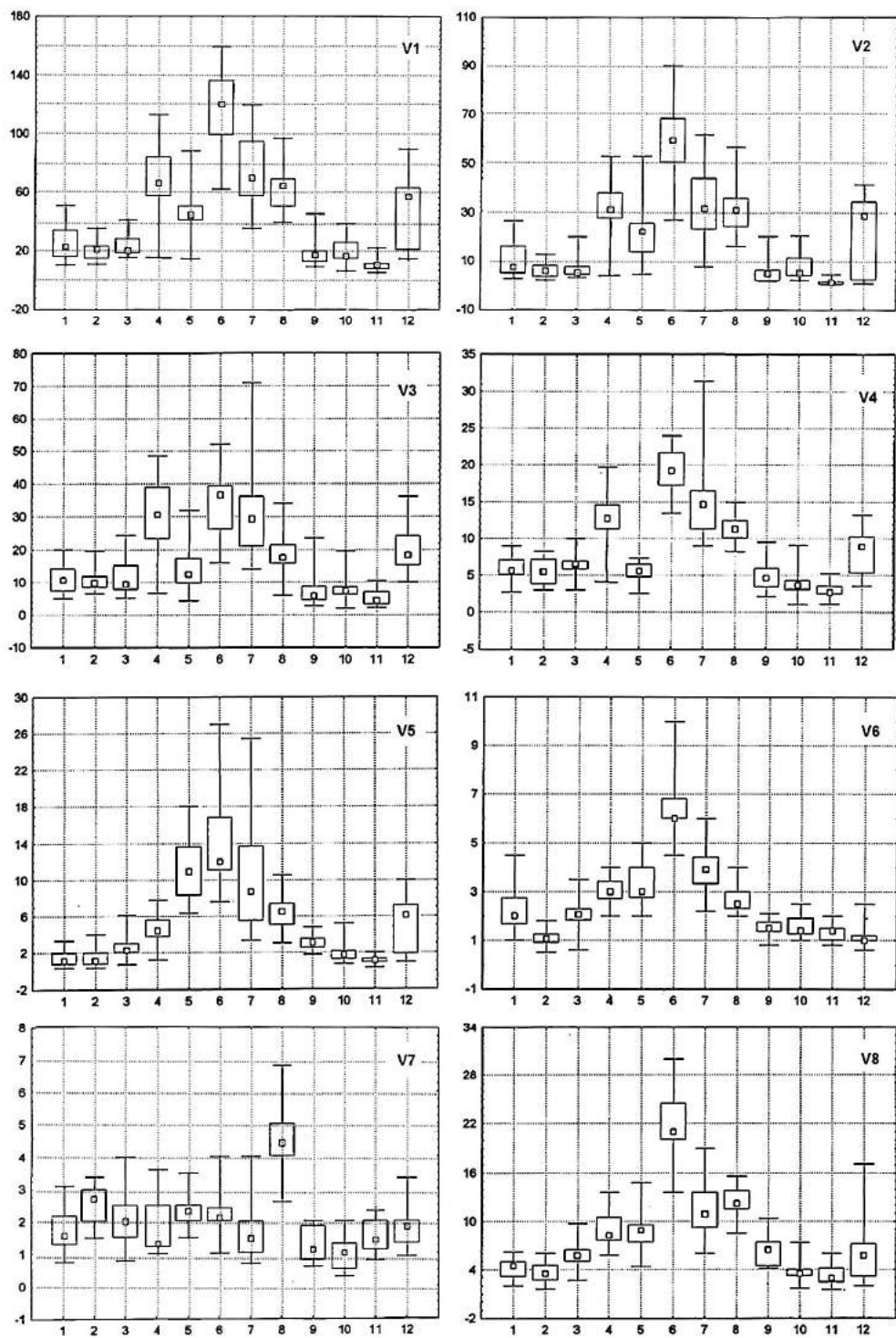


Рис. 2.5. Изменчивость количественных морфологических признаков в сечениях рода мятник на территории Сибири:
1–12 – сечения; V1–V36 – переменные (начало)

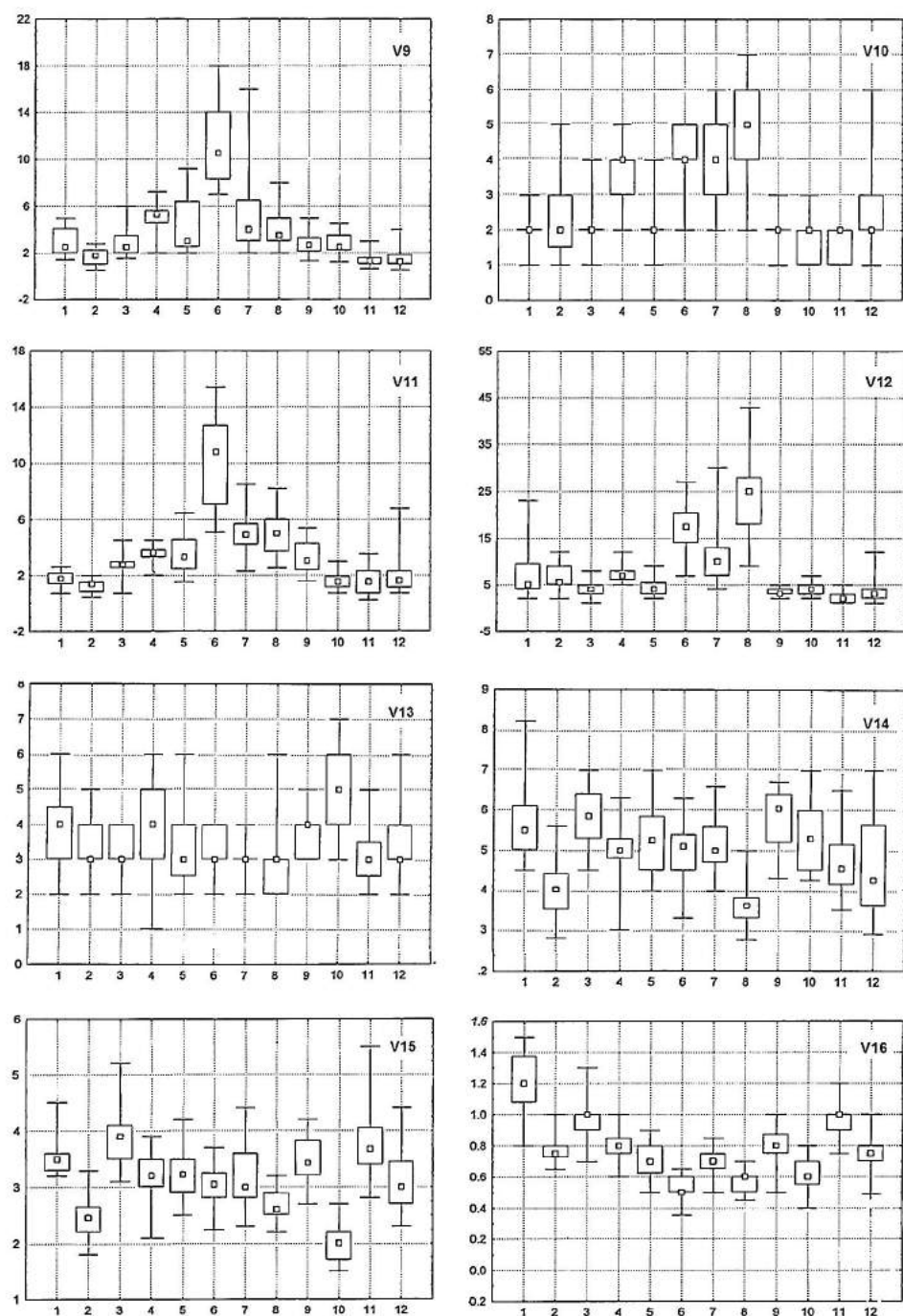


Рис. 2.5 Изменчивость количественных морфологических признаков в секциях рода мятлик на территории Сибири: (продолжение)

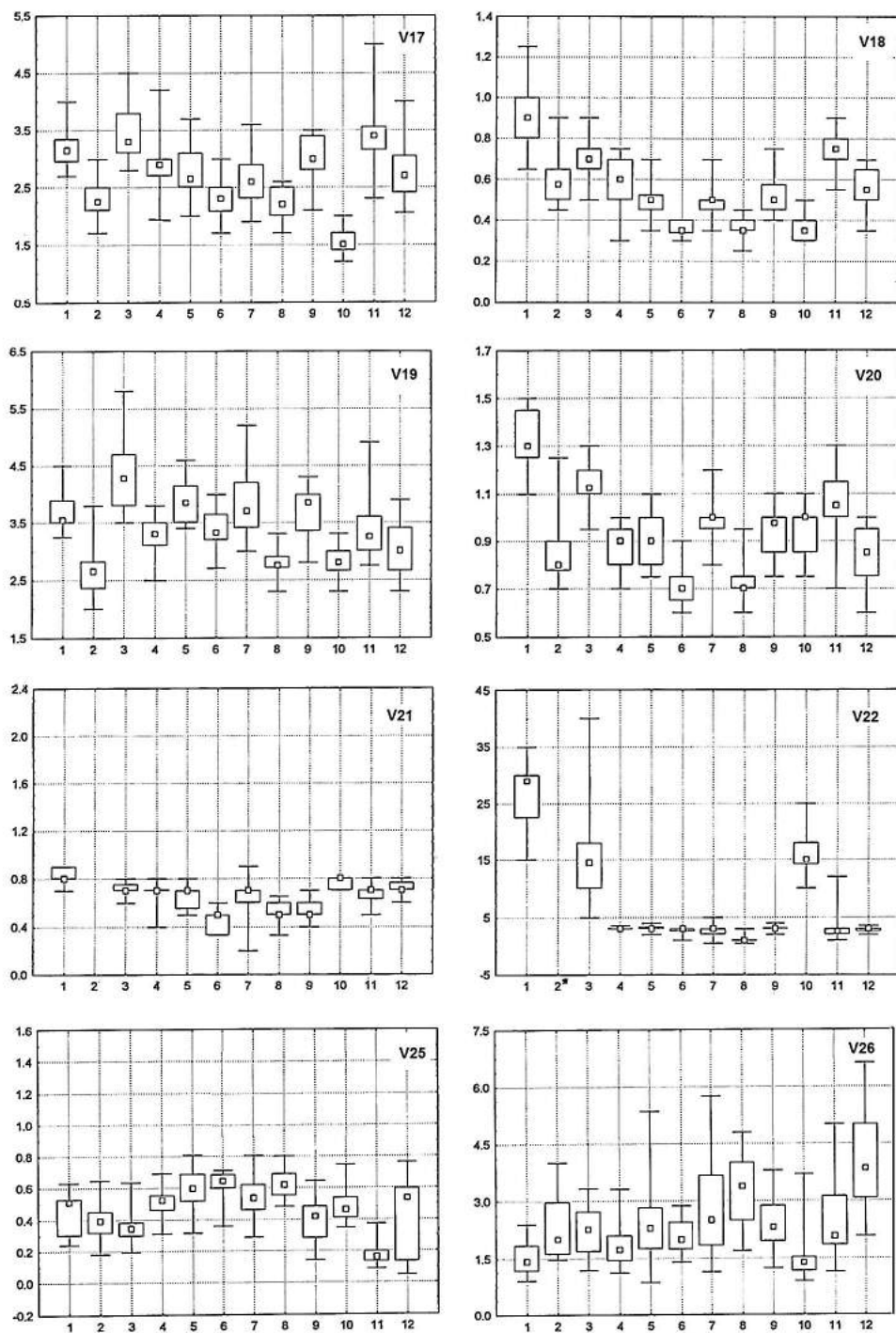


Рис. 2.5 Изменчивость количественных морфологических признаков в сечениях рода мятлик на территории Сибири (продолжение)

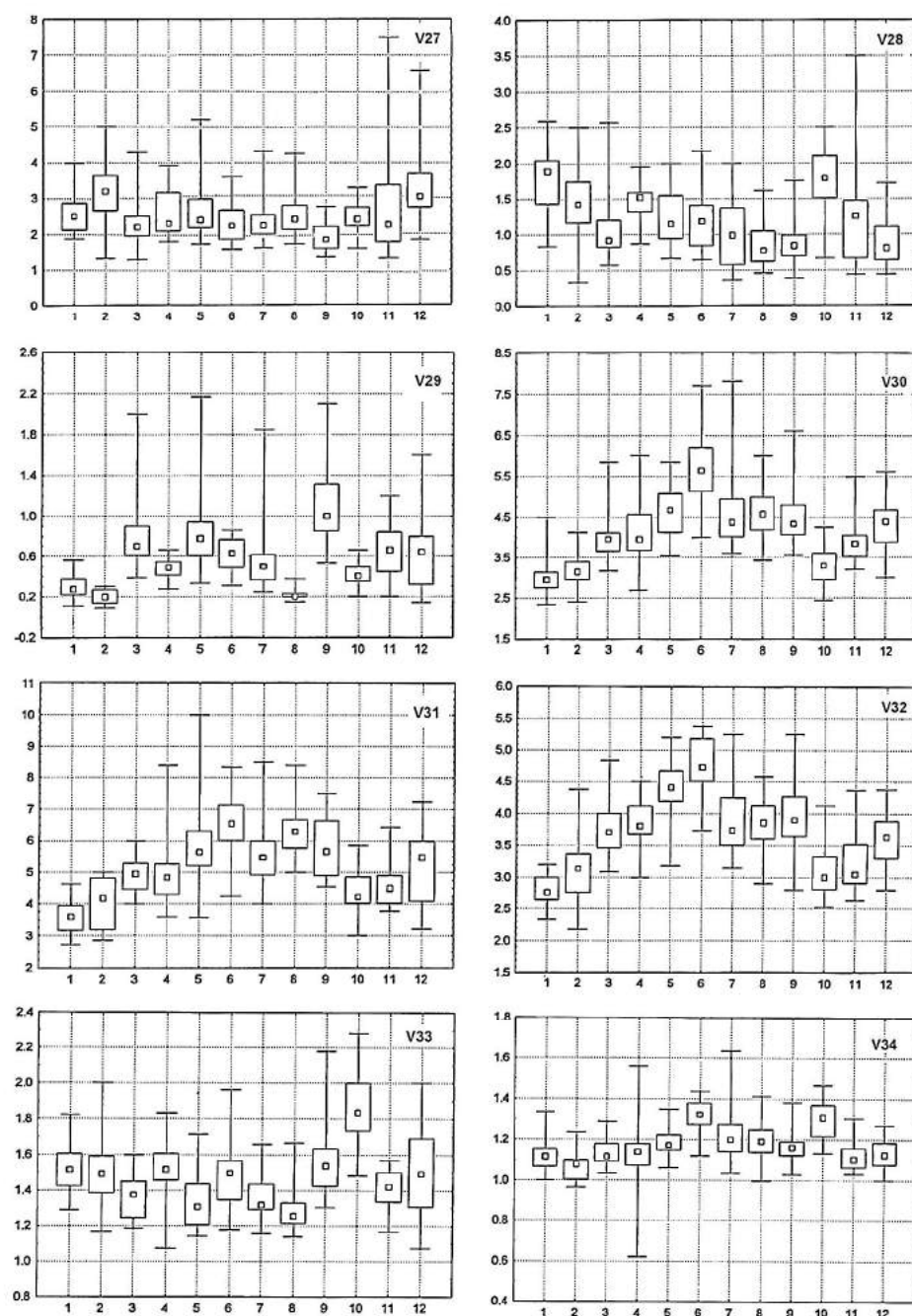


Рис. 2.5 Изменчивость количественных морфологических признаков в секциях рода мятлик на территории Сибири (продолжение)

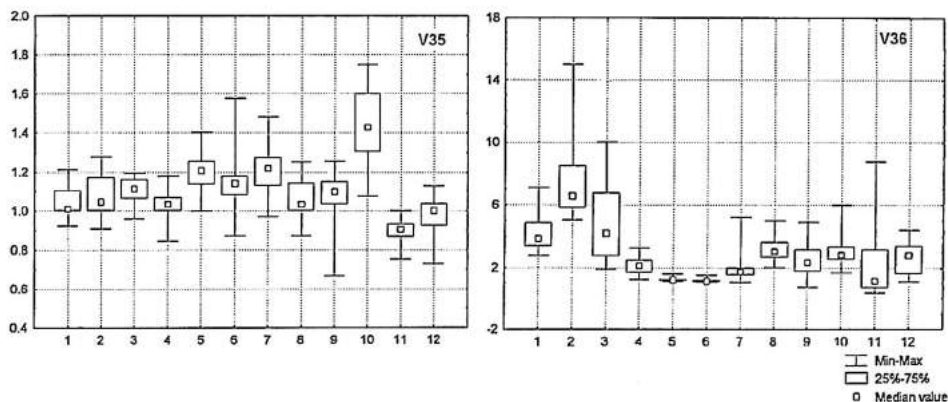


Рис. 2.5 Изменчивость количественных морфологических признаков в секциях рода мятлики на территории Сибири (окончание)

В секции *Macropoa* основными количественными диагностическими признаками считаются высота растений, ширина листовых пластинок, форма метелки и число колосков на веточках, длина колосков и длина шипиков на киях верхних колосковых чешуй (Цвелев, 1976а; Пробатова, 1985; Soreng, 2007). В Сибири произрастает только два вида этой секции, слабо обособленных морфологически, но занимающих разные экологические ниши. Виды различаются главным образом общими размерами растения, шириной листьев, длиной метелки и цветковых чешуй и, похоже, представляют собой единый агрегат. Вместе с тем часть особей одного из видов отличается довольно длинными волосками на язычке стеблевых листьев.

В секции *Nivicolae* виды различаются в основном по таким признакам, как степень замкнутости влагалищ, высота растения, длина язычка и ширина листьев (Цвелев, 1976а; Пробатова, 1985). В Сибири встречается только два вида из этой секции, и оба являются узкими эндемиками двух значительно удаленных друг от друга горных систем. Количественные признаки, по которым их можно различить, это ширина пластинок стеблевых листьев и степень замкнутости влагалищ. Что касается высоты растений, то, хотя и имеются достоверные статистические различия между средними величинами у *P. ircutica* Roshev. и *P. vereczaginii*, амплитуды колебания у них существенно перекрываются, в значительной мере снижая диагностическую ценность этого признака.

В секции *Cenisia* наиболее важное диагностическое значение имеют качественные признаки, из количественных же используются длина колоска и общая высота растения (Рожевиц, 1934; Цвелев, 1976а; Пробатова, 1985). В Сибири секция представлена пятью достаточно хорошо морфологически обособленными видами, причем один из них – *P. smirnovii* – представляет собой агрегат, в составе которого различаются три мелких вида. Два из них – *P. smirnovii* s. str. и *P. mariae* Reverd. – представляют различные географические расы. Морфологические различия между ними хорошо заметны на массовом материале, но все признаки трансгрессируют, и более или менее удовлетворительно они могут быть разграничены только по совокупности пяти признаков (Олонова, 1982) – отношению длины опушенной части краевой жилки нижней цветковой чешуи к длине чешуи, высоте растения, длине язычка, ширине пластинки верхнего стеблевого листа и количеству генеративных побегов в дерновине (признаки перечислены в порядке убывания их диагностической ценности).

Секция *Poa*, как уже отмечалось, является одной из наиболее трудных в систематическом отношении. Первостепенное значение здесь имеют следующие количе-

ственные признаки: длина колосков, высота растения, ширина и толщина листовых пластинок вегетативных и генеративных побегов, форма метелки и толщина стебля при основании (Цвелев, 1976а; Пробатова, 1985; Олонова, 1990; Soreng, 2007). Большое внимание уделяется признакам жизненной формы. В Сибири секция представлена пятнадцатью в разной степени обособленными видами, морфологически связанными между собой многочисленными переходными формами и образующими сложный агрегат.

Секция *Poastena* имеет гибридное происхождение (Пробатова, 2006), совмещающая признаки родительских секций *Poa* (в том числе и рассматриваемая здесь отдельно секция *Cenisia*) и *Stenopoa* – довольно крупные колоски с нижними цветковыми чешуями, опушенными между жилками, и дерновинную форму роста.

В секции *Abbreviatae* большое значение имеют длина пыльников, длина метелки и ее веточек (Цвелев, 1964, 1976а; Пробатова, 1985; Soreng, 1991, 2007), но два вида, встречающихся в Сибири, вполне удовлетворительно различаются по длине пыльников и веточек метелки. Особи *P. abbreviata* довольно сильно варьируют по длине листовых пластинок вегетативных побегов, однако ни географической закономерности, ни связи этого признака с какими-то другими независимыми признаками обнаружить не удалось.

В диагностике видов секции *Oreinos* существенную роль играют такие признаки, как длина пыльников, длина язычков, ширина листовых пластинок, общая высота растений (Цвелев, 1976а; Пробатова, 1985). На территории Сибири встречается только один вид этой секции – *P. paucispicula* Schribn. et Merr. Просмотр гербарного материала, собранного на изучаемой территории, не выявил существенных отклонений от морфологического типа.

Секция *Pandemos* представлена в России только двумя подвидами *P. trivialis* L., различающимися особенностями жизненной формы. На территории Сибири встречается только типовой подвида, который при известном полиморфизме все же представляет собой единый таксон. Он хорошо отличается от морфологически близких видов длинным заостренным язычком, строением нижней (более мелкой) колосковой чешуйки. Она всегда имеет только одну – центральную – жилку и чаще всего серповидно изогнута.

Секция *Stenopoa* является одной из наиболее крупных секций и отличается наибольшим морфологическим разнообразием. Значительную роль в систематике этой секции играют такие количественные признаки, как общая высота растения, положение верхнего узла на стебле, длина и ширина листовых пластинок и метелки, длина язычка (Цвелев, 1976а; Пробатова, 1985; Олонова, 1990; Soreng, 2007). Все эти признаки успешно применяются для диагностики многочисленных сибирских видов, принадлежащих к этой секции, однако, как, пожалуй, ни в какой другой секции, решающую роль здесь играют качественные признаки.

Проведенные исследования устойчивости морфологических признаков показали, что для диагностики сибирских мятликов на секционном уровне наилучшими признаками являются такие, как длина нижней цветковой чешуи, длина верхней колосковой чешуи, длина влагалища верхнего листа, длина пыльников, отношение длины нижней цветковой чешуи к ее ширине, длина нижней колосковой чешуи, длина колоска, длина наибольшей веточки метелки, ширина пластинки верхнего листа, общая высота растения (признаки перечислены по убывающему значению).

В отличие от количественных признаков, качественные в большей мере используются как филогенетические. Важнейшими качественными признаками, пригодными как для диагностики, так и для филогенетических построений в роде мятлик, следует считать характер поверхности килей верхних цветковых чешуй, характер поверхности нижних цветковых чешуй между жилками и верхних между киями,

характер поверхности каллуса нижних цветковых чешуй и только как филогенетические, в секции *Stenopoa* – характер поверхности оси колоска и длина язычка, а в секции *Macropoa* – характер опушения поверхности язычка.

2.3. Признаки, характеризующие жизненную форму

Делая обзор признаков, использующихся в систематике мятликов, нельзя обойти молчанием признаки, касающиеся их жизненной формы, на которые все чаще обращают внимание систематики. С накоплением данных по изучению жизненной формы злаков эти признаки стали все шире применяться в систематике и диагностике (Цвелев, 1964, 1976а; Серебрякова, 1965; Курченко, 1979, 1991, 2010 и др.). Установлено, что нередко близкородственные виды, трудно различимые по признакам генеративной сферы, хорошо различаются по структуре побегов. Вместе с тем, с одной стороны, имеются сведения о том, что жизненная форма может довольно сильно зависеть от условий произрастания – в сходных условиях одинаковая жизненная форма может возникнуть у разных видов (Хохряков, 1981), с другой – один и тот же вид в разных условиях может образовывать разные жизненные формы (Юрцев, 1976). Тем не менее признаки жизненной формы отражают закрепленные генетически адаптации и поэтому могут использоваться в систематике растений вообще и мятликов в частности.

К настоящему времени накоплены немалые сведения, касающиеся жизненной формы мятликов (Margon, 1950; Денисова, 1960; Артамонова, 1963; Серая, 1965; Mulberg, 1965, 1967; Кравцов, 1975; Заугольнова, Михайлова, 1986; Савченко, 1967 и др.). Детальное исследование побегообразования фестукоидных злаков, и особенно мятликов, было проведено Т.И. Серебряковой (1965, 1971, 1974, 1987 и др.). Ею были тщательно изучены особенности их ветвления и кущения, формирования куста, построена четкая система эволюции жизненных форм, показана возможность использования этих признаков для целей систематики.

1. Тип побегов возобновления является наиболее существенным и употребляемым признаком жизненной формы в систематике мятликов. Еще Е. Hackel (1882) предложил разделить побеги возобновления по направлению их роста на экстравагинальные (когда боковая почка, расположенная в пазухе кроющего листа, начинает расти горизонтально, пробивая своей верхушкой основание кроющего листа) и интравагинальные (когда боковая почка растет вертикально внутри влагалища кроющего листа). Этот признак обусловлен экологически – экстравагинальные побеги чаще всего формируются в условиях достаточного увлажнения и рыхлости почв, а интравагинальные – при недостаточном увлажнении. Первый тип побегообразования способствует быстрому захвату территории и вегетативному размножению, в то время как второй способствует лучшей защите молодого побега и препятствует быстрому разрастанию особи в ширину. Специфика степных видов по сравнению с мезофильными лесными и луговыми состоит в том, что их побеги с самого начала растут строго ортотропно, не имея не только горизонтальных, но и косо направленных участков при основании (Серебрякова, 1965, 1969). Несмотря на то, что тип побегов возобновления обыкновенно считается постоянным видовым признаком, у фестукоидных злаков, и в частности у мятликов, Т.И. Серебрякова (1969, 1971) отметила смешанное возобновление, когда один и тот же вид или даже куст формирует оба типа побегов, однако с количественным преобладанием какого-то одного типа. При этом экстравагинальные побеги обыкновенно образуются в тех случаях, когда первоначальный рост происходит под землей, а над поверхностью земли побег переходит к вертикальному росту. В систематике мятликов этому признаку придается большое значение, главным образом на секционном уровне.

Т.И. Серебрякова (1969), основываясь на данных предыдущих исследователей и собственных наблюдениях, считала интравагинальный способ возобновления вторичным, приобретенным в результате приспособления к ксерическим условиям и указывала, что если в пределах таксона есть виды с экстравагинальным и интравагинальным возобновлением, то можно считать, что интравагинальность выступает как вторичный и производный признак. Противоположного мнения придерживается Н.Н. Цвелев (1976а). Ссылаясь на исследования Н.Г. Рытовой (1972, цит. по: Цвелев, 1976а), установившей, что в онтогенезе любого побега прежде всего возникает возможность интравагинального развития и лишь замедленное прорастание почки приводит к экстравагинальности, он считает экстравагинальные побеги вторичным признаком. В качестве дополнительного доказательства приводится факт, что диплоиды ($2n = 14$) никогда не имеют длинных корневищ; длинные ползучие корневища более характерны для аллополиплоидных видов злаков, что повышает возможности вегетативного размножения гибридов, компенсируя их пониженную способность к генеративному размножению.

2. Форма куста также является важным признаком в характеристике злаков. В.Р. Вильямс (1922, цит. по: Серебрякова, 1969), работая с луговыми злаками, выделил три основных типа кущения, на базе которых сформировались три основные жизненные формы – корневищные, рыхлокустовые и плотнокустовые злаки. В своих общих чертах эта схема сохраняется и до настоящего времени.

У видов, образующих длинные ползучие подземные побеги, обыкновенно отмечается рыхлокустовая форма роста. В случае, когда образуются короткие ползучие подземные побеги, чаще возникает дерновинная форма роста, но такая дерновина бывает более рыхлой, чем та, которая образуется при отсутствии ползучих подземных побегов (Цвелев, 1976а). П.А. Смирнов (1958) считал, что такую дерновину правильнее называть ложной, а истинной дерновиной может считаться только та, которая состоит из интравагинальных побегов. Т.И. Серебрякова (1971) и Н.Н. Цвелев (1976а) допускают название дерновины и для особей, формирующих экстравагинальные побеги, но только в тех случаях, когда куст более или менее плотный.

3. «Розеточность» злаков является еще одной важной характеристикой их жизненной формы. Т.И. Серебрякова различала розеткообразующие злаки, у которых в основании побега имеется участок с укороченными междоузлиями и нормально развитыми листьями, и безрозеточные, когда такой участок отсутствует. Между ними отмечаются и различные переходные формы. Преобладание того или иного типа также тесно связано с условиями обитания предковых форм и поэтому может служить для реконструкции филогенеза группы. Т.И. Серебрякова (1969, 1974), принимая лесное происхождение злаков, считала розеточность признаком вторичным, в то время как Н.Н. Цвелев (1975б, 1976а), придерживающийся теории их высокогорного происхождения, полагает, что первичные злаки были розеточными и стрелкообразующими растениями и отсутствие узлов на стебле можно принимать за первичный и примитивный признак, сохранившийся как результат мозаичной эволюции. Нередко при экстравагинальном возобновлении побег бывает покрыт видоизмененными чешуевидными листьями – катафиллами, наличие которых, как и длинных ползучих корневищ вообще, Н.Н. Цвелев (1969а, 1976а) считает признаком специализации. Первичные злаки, по его мнению, образовывали рыхлые дерновины и побеги, лишенные катафиллов. Несмотря на то, что Т.И. Серебрякова (1965, 1969) в отдельных случаях отмечала у фестукоидных злаков смешанное возобновление, она неоднократно указывала на важность признаков жизненной формы для целей систематики.

Н.Н. Цвелев (1964, 1976а) также подчеркивает необходимость более широкого использования признаков жизненной формы в систематике злаков, и в частности мятликов. Так, еще в «Арктической флоре СССР» он указывал, что основным отли-

чем *P. angustifolia* L. от морфологически близкого *P. pratensis* является не форма листа, как это принято считать, а способ роста в виде небольших, но густых пучков побегов, соединенных длинным корневищем (рис. 2.6). Наблюдения показали, что этот признак, по-видимому, очень мало изменчив и закреплён генетически, так как на территориях, где *P. pratensis* s. str. не отмечается вообще, в местах с достаточным увлажнением *P. angustifolia* формирует на концах корневищ пучки побегов интравагинального типа. Наблюдения за популяциями этих видов на границах ценозов показали, что из года в год одни и те же особи давали побеги свойственного им типа, вне зависимости от особенностей увлажнения.

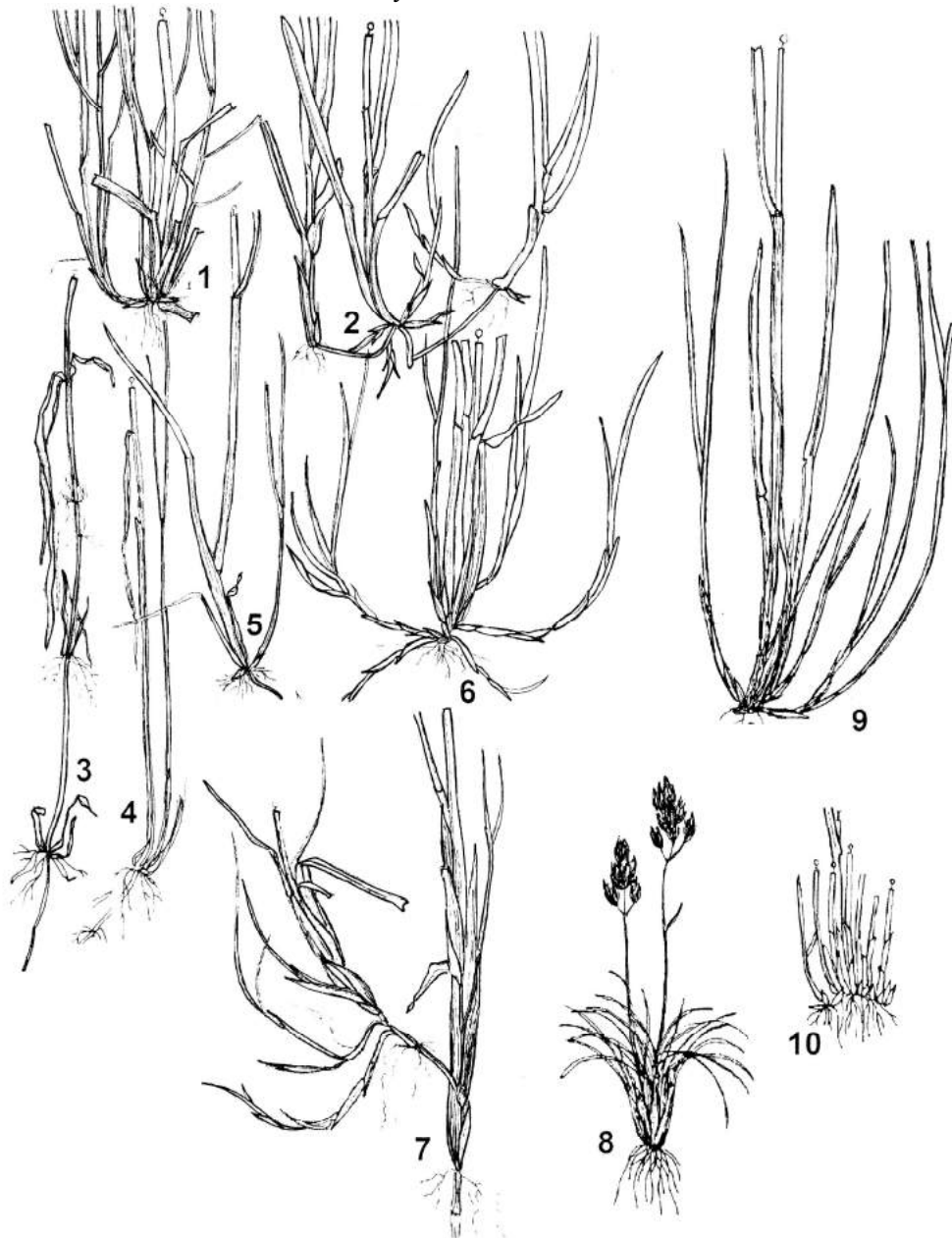


Рис. 2.6. Особенности жизненной формы некоторых сибирских мятликов секции *Poa*:
 1 – *P. angustifolia*; 2 – *P. pratensis*; 3, 4 – *P. turfosa*; 5 – *P. sergievskajae*; 6 – *P. alpigena*;
 7 – *P. pratensis* subsp. *skrjabinii*; 8 – *P. abbreviata*; 9 – *P. sibirica*; 10 – *P. irtutica*

Своеобразным строением обладает *P. pratensis* subsp. *skrjabinii* Tzvelev, обитающая на развееваемых приречных песках (см. рис. 2.6), а также близкий к *P. pratensis* мелкий вид *P. turfosa* Litv., встречающийся на торфяных болотах. Благодаря обитанию в условиях постоянно нарастающей моховой дерновины его корневище приобретает «многоэтажный» вид (см. рис. 2.6). П.А. Смирнов (1958) отмечал, что этот подвид, в отличие от типового, образует только экстравагинальные побеги и побеги возобновления, возникающие на концах ползучих корневищ, всегда одиночные. Исследования большого количества особей *P. turfosa* с торфяных болот подтвердили это.

В 1961 г. Л.П. Сергиевская описала *P. alpina* var. *saposhnikovii* Serg., которая позднее вошла в состав нового вида *P. polozhij* Revjakina, описанного Н.В. Ревякиной (1996). В качестве одного из основных отличительных признаков этого таксона от близкого *P. mariae* принимается наличие относительно плотной дерновины, в отличие от рыхлой, характерной для *P. mariae*. Наличие этой дерновины, по-видимому, и послужило причиной отнесения новой разновидности к плотнокустовой *P. alpina*. Г.М. Денисова (1960) и Т.И. Серебрякова (1974), исследовав особенности жизненной формы *P. alpina*, отмечали в качестве основных признаков этого вида преимущественно интравагинальное возобновление, плотнокустовость и многолистную розеточную часть. Для *P. smirnovii* в литературе указывается рыхлая дерновина (Ревердатто, 1964; Малышев, 1968; Пешкова, 1979). Просмотр большого гербарного материала и наблюдения в природе показали, что побеги *P. smirnovii* s. str. в большинстве случаев действительно образуют рыхлую дерновину, состоящую из экстравагинальных побегов. Однако по степени рыхлости эта дерновина может варьировать от очень рыхлой до довольно плотной (рис. 2.7). Приблизительно то же самое можно сказать и о близком виде *P. arctica*. У этого вида плотность дерновины варьирует в таких широких пределах, образуя почти непрерывный ряд, что на основании этого признака было выделено шесть новых подвидов *P. arctica* (Nannfeldt, 1940). Этот ряд замыкает *P. tolmatchewii* Roshev., плотная дерновина ее обусловлена уже гибридизацией *P. arctica* с видами секции *Stenopoa*, многие виды которой отличаются наличием плотных дерновин (Пробатова. 2006).

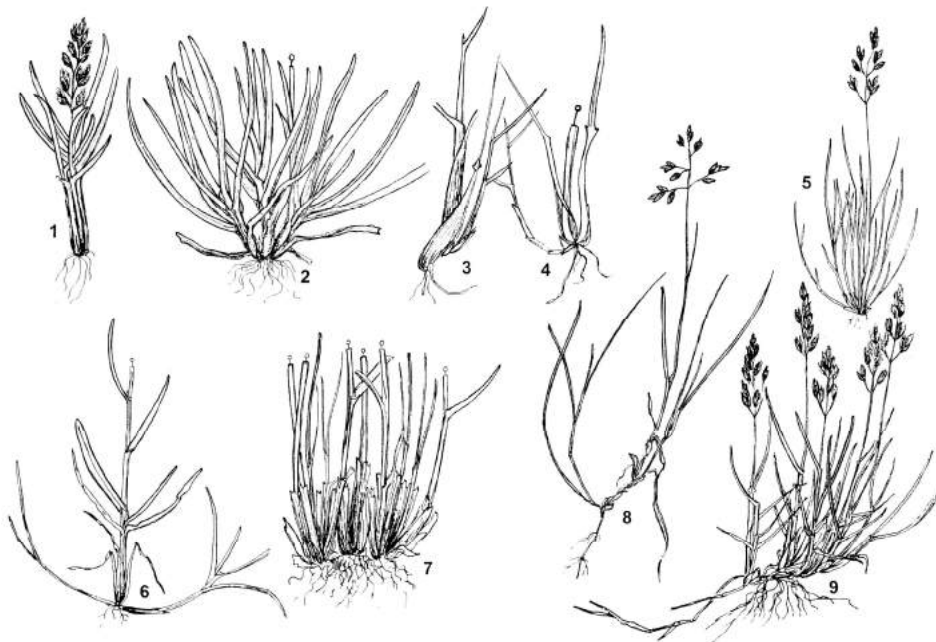


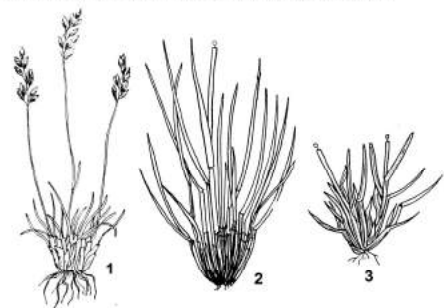
Рис. 2.7. Особенности жизненной формы некоторых сибирских мятликов:
1 – *P. alpina*; 2–4 – *P. mariae*; 5, 6 – *P. smirnovii*; 7 – *P. tolmatchewii*; 8, 9 – *P. arctica*

Исследование материалов по *P. sibirica* s. str. из альпийского пояса показало, что у этого вида в целом, как и отмечала Т.И. Серебрякова (1974), преобладает рыхло-кустовая форма роста, однако в отдельных случаях наблюдаются довольно плотные дерновины. То же самое можно сказать и о *P. ircutica*, у которого была обнаружена довольно плотная дерновинка, в то время как этот вид обычно характеризуется очень рыхлой дерновиной и длинными ползучими побегами. Плотными дерновинками отличаются виды секции *Abbreviatae*, в частности *P. abbreviata* (см. рис. 2.6).

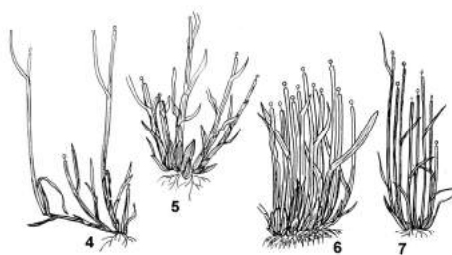
В секции *Stenopoa* признаки жизненной формы широко варьируют как внутри секции, так и в пределах отдельных видов. При этом в качестве характерного признака секции указывается отсутствие как ползучих подземных, так и длительно живущих укороченных надземных побегов (Серебрякова, 1974; Цвелев, 1976а). Единственным исключением Н.Н. Цвелев считает центральноазиатский высокогорный вид *P. rangkulensis* Ovcz. ex Czuk. (*P. koelzii*), в дерновине которого обнаружены укороченные вегетативные побеги (рис. 2.8).

Исследование видов секции *Stenopoa* на территории Южной Сибири показало, что в их дерновинках многочисленные вегетативные побеги встречаются довольно часто, особенно к концу вегетационного сезона. Наблюдения показали, что их наличие не коррелирует с другими морфологическими признаками и встречается у разных видов секции, однако наиболее часто у ксероморфных – *P. botryoides* и *P. attenuata* s. l. Количество вегетативных побегов может сильно варьировать, нередко их образуется очень много, а длина их (в июле) может достигать 7–8 см (*P. botryoides*, Тувинская АССР, хр. Цаган-Шибету, истоки р. Барлык, h = 2400 м н.у. м., альпийский луг по ручью. 12 VIII 1989. Н. Фризен, рис. 2.8,2). Как правило, такие побеги образуются, когда ксероморфные растения попадают в условия хорошего увлажнения. Это можно, по-видимому, объяснить тем, что в условиях повышенной влажности те расположенные в пазухах листьев почки, которые в обычных условиях не развиваются, при хорошем увлажнении трогаются в рост, образуя многочисленные вегетативные побеги.

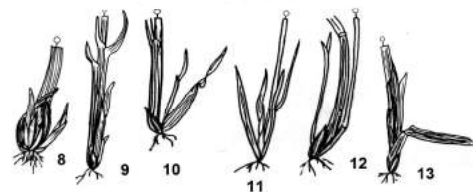
А Вегетативные побеги в дерновине



В Форма роста



С Типы побегов возобновления



Д Строение побега



Рис. 2.8. Особенности возобновления некоторых сибирских мятликов секции *Stenopoa* L.: 1 – *P. rangkulensis*; 2 – *P. botryoides*; 3 – вегетативные побеги в дерновине (*P. attenuata*); 4 – экстравагинальное возобновление (*P. glauca*); 5 – интравагинальное возобновление (*P. attenuata*); 6 – смешанное возобновление (3–17 – *P. glauca* – *P. attenuate*)

Т.И. Серебрякова (1965), исследовав жизненные формы разных по ареалу и экологической приуроченности видов, установила, что в результате приспособления к различным условиям виды этой секции образуют разнообразные жизненные формы. В частности, *P. glauca* s. l. и *P. attenuata* s. l. различаются по признакам побегообразования. В горах Южной Сибири эти виды нередко настолько сходны морфологически, что привлечение дополнительных критериев могло бы иметь важное значение для установления их видовой принадлежности.

Poa glauca характеризуется Т.И. Серебряковой как рыхлокустовое растение со строго экстравагинальными побегами возобновления. Все побеги однотипные, генеративные, слабorozеточные (сближены 2–3 нижних листа). *Poa attenuata* отличается интравагинальным развитием почек возобновления. Все побеги также однотипные, генеративные, при этом отдельные монокарпические побеги чаще безрозеточные или с небольшой розеткой. Однако, в отличие от *P. glauca*, у которого нижние побеги возобновления сильно дугообразно изогнуты, все побеги *P. attenuata* с самого начала растут строго ортотропно (Серебрякова, 1965).

Исследование на Тянь-Шане (Савченко, 1967) центральноазиатского вида *P. litvinoviana* Ovcz., входящего в агрегат *P. glauca* s. l., показало, что этот вид, в отличие от исследованного Т.И. Серебряковой *P. glauca* s. str., имеет интравагинальные и безрозеточные побеги. При этом оба автора отмечают, что почки возобновления трогаются в рост довольно поздно и побеги возобновления появляются лишь в конце вегетационного периода. Отсюда возникают сразу два вопроса: отличаются ли по жизненной форме сибирские представители *P. glauca* s. l. (включая *P. litvinoviana*) от преимущественно североазиатских, исследованных Т.И. Серебряковой, и центральноазиатских, исследованных В.А. Савченко?

Для решения этих вопросов были изучены популяции *P. glauca* и *P. attenuata* s. l. на Алтае и в Прибайкалье (Байкальский хребет), а также многочисленные гербарные материалы. Исследования показали следующее. Все образцы *P. glauca* s. l., собранные на территории Сибири, имели экстравагинальные побеги возобновления (см. рис. 2.8), различаясь при этом, иногда довольно сильно, по плотности дерновины. Лишь очень небольшая часть особей могла быть отнесена к рыхлокустовой форме. Большинство особей имело куст средней плотности, встречались особи и с довольно плотной дерновиной, но побеги при этом всегда были экстравагинальными (рис. 2.8). Далеко не все побеги *P. glauca* можно признать слабorozеточными. У некоторых особей было развито всего два стеблевых листа, остальные представлены чешуями. Встречались особи, у которых 4–6 листьев были относительно равномерно распределены по стеблю. Как правило, у *P. glauca* все эти признаки остаются стабильными в пределах популяции. Так, в популяциях с Алтая (Курайский хр., верховья р. Узун-Терек) и из Прибайкалья (Байкальский хр., истоки р. Рель) соответственно у 97 и 95 % исследованных особей побеги были слабorozеточными, с 2–3 сближенными в нижней части листьями. У 93 % особей *P. glauca* из другой алтайской популяции (Кош-Агачский р-н, дол. р. Актру) побеги были практически безрозеточными. В целом же данные, полученные для сибирских представителей группы родства *P. glauca*, включая *P. litvinoviana*, хорошо согласуются с результатами Т.И. Серебряковой, отличаясь от данных В.А. Савченко. Несколько больший полиморфизм в строении побегов и густоте куста можно, по-видимому, объяснить более разнообразными условиями высокогорий Сибири по сравнению с севером европейской части страны, откуда были взяты образцы, исследованные Т.И. Серебряковой.

Исследование *P. glauca* и *P. attenuata* на Алтае показало, что жизненная форма последней отличается большим разнообразием. В отличие от *P. glauca*, у *P. attenuata* преобладает интравагинальное возобновление, но нередко встречается и экстравагинальное, и даже смешанное, когда в одной дерновине есть как интравагинальные,

так и экстравагинальные побеги (рис. 2.8). Тем не менее дерновина *P. attenuata* всегда плотная. Не отличается постоянством и строение побегов. У *P. attenuata*, как и у *P. glauca*, встречаются и слаборозеточные, и безрозеточные побеги. Вместе с тем в редких случаях у отдельных особей число сближенных в нижней части листьев может достигать пяти и даже шести (рис. 2.8). Изучение изменчивости признаков, характеризующих жизненную форму *P. attenuata*, показало, что наряду с мономорфными по признаку «розеточности» популяциями встречаются и смешанные. Так, в Кош-Агачском районе, в верховьях р. Тобожок, 99 % популяций имели безрозеточные побеги. В окрестностях с. Курай 100 % особей имели слаборозеточные побеги. Вместе с тем нередко встречались популяции, у которых соотношение слаборозеточных и безрозеточных побегов приближалось к 1:1 (Кош-Агачский р-н, верховья р. Уландрык, 58 % особей имели слаборозеточные побеги и 42 % – безрозеточные).

Сравнительное исследование жизненной формы *P. glauca* и *P. attenuata* показало, что, хотя и не нашлось ни одного признака жизненной формы, у которого одно состояние соответствовало бы *P. attenuata*, а другое – *P. glauca*, существенную помощь в разграничении этих комплексов может оказать то, что у последней побеги с интравагинальным возобновлением не встречаются вообще, в то время как у *P. attenuata* они преобладают. Именно это послужило еще одним доводом в пользу выделения ксероморфной *P. reverdattoi* из агрегата (политипического вида) *P. glauca*, куда он был включен Н.Н. Цвелевым (1976а).

2.4. Анатомические признаки, используемые в систематике мятликов

Начиная с XIX в. в работах M.J. Duval-Jouve (1870, 1875) и позднее (Sorensen, 1953; Brown, 1958, 1961; Metcalfe, 1960; Пробатова, 1974; Clifford, Watson, 1977; Vignal, 1979, 1983, 1984 и др.) для диагностики и систематики злаков, и в частности мятликов, стали использовать анатомические признаки. Появились работы по сравнению и оценке систематической значимости этих признаков (Баранов, 1924; Ellis, 1979a, b; Cid, Brizuela, 1990; Мусаев, Султанова, 1993).

Из всех органов самому внимательному изучению подвергались листовые пластинки, в особенности их строение на поперечном срезе (Vukoloff, 1929; Jirasek, 1935b; Barling, 1959, 1965; Girija, 1969–1970; Ellis, 1986 и др.). Анатомическое строение листьев в большей степени обусловлено влиянием экологических факторов, поэтому их микроморфологические признаки в значительной мере отражают влияние окружающей среды. Это необходимо учитывать при использовании анатомических признаков в систематике. Влияние условий произрастания на анатомическое строение злаков, главным образом их листьев, исследовалось в работах В.К. Василевской (1938, 1954, 1968, 1979, H.S. Daoud и W.V. Brown (1956), Е.А. Мирославова (1962, 1967, 1974), Л.Ф. Николаевской и В.Г. Николаевского (Николаевская, Николаевский, 1967; Николаевский, 1970), Л.С. Буболо (1984). Поскольку мятлик является одним из наиболее крупных родов злаков умеренных широт и его виды играют заметную роль в сложении сообществ, они тоже были охвачены анатомическими исследованиями.

Анатомическое строение листовых пластинок мятликов на поперечном срезе на территории бывшего СССР наиболее обстоятельно изучалось учеными Украины (Константинова, 1960; Пояркова, 1966), Туркмении (Сухова, 1974), Северного Кавказа (Середин, 1965; Галкин, Середин, 1973; Галкин, 1974б, в, г) и российского Дальнего Востока (Пробатова, 1974, 1993). Эти исследования показали, что анатомиче-

ское строение листовой пластинки на поперечном срезе у мятликов слабо варьирует в пределах вида, а разница между отдельными видами, даже близкими, выражается настолько отчетливо, что на основании анатомических признаков были составлены ключи для определения видов. В качестве основных диагностических признаков указывались очертания листовой пластинки на поперечном срезе, строение жилок, величина, форма и характер пузыревидных клеток эпидермы (наиболее хорошо заметных именно на поперечном срезе), характер расположения склеренхимных тяжей возле проводящих пучков и по краям пластинки. Большое систематическое значение придается такому признаку, как расположение склеренхимных тяжей на поперечном срезе (рис. 2.9). Как правило, для характеристики этих особенностей используется классификация Вуколова (Vukoloff, 1929). В. Штреккер (1931) особенно выделял развитие пузыревидных клеток эпидермы.

Изучение особенностей строения эпидермы абаксиальной стороны листовой пластинки и использование этих признаков для систематики злаков в целом и мятликов в частности началось достаточно давно (Grob, 1897; Prat, 1932, 1934, 1936, 1961; Metcalfe, 1960; Анели, 1962, 1976; Мирославов, 1967, 1974; Tarnavski, Pauca-Comanescu, 1972; Hernandez, 1978; Ellis, 1979a; Garcia-Gonzalez, 1983 и др.), и были получены значительные результаты. Оказалось, что у мятликов, как и у большинства злаков, строение эпидермы над жилками и между жилками различается так сильно, что их рассматривают отдельно. Как известно, эпидерма граничит непосредственно с окружающей средой и в ее структуре находят отражение как особенности, жестко детерминированные генетически, так и в большей мере обусловленные средой обитания. Е.А. Мирославовым (1962, 1974) было установлено, что у растений, произрастающих в ксерических условиях, увеличивается толщина и извилистость клеточных стенок.

Как и в макроморфологии, при исследовании анатомических структур используются и качественные, и количественные признаки. Известно, что количественные признаки во многом зависят от условий существования и близкородственные растения, произрастающие в разных условиях, могут существенно различаться (Мирославов, 1974). Большое значение в систематике придается таким признакам, как длина и ширина клеток над жилками и между жилками, толщина и извилистость их стенок, наличие или отсутствие разного рода трихом и кремневых клеток, форма и сочетание коротких клеток, число и размеры устьиц. Наибольшую ценность для систематики представляют качественные признаки, являющиеся индикаторами генетического родства (Davis, 1977). К. Latowski (1997), исследовавший устьица как у злаков, так и у других семейств, связывает размеры устьиц с плоидностью растения, указывая, что чем выше плоидность, тем больше длина устьиц.

Анатомическое строение стеблей мятликов изучено значительно менее, чем листьев (Завалишина, 1955; Wet de, 1960; Анели, 1962; Радкевич, Пробатова, 1968; Misri, Koul, 1974). При этом О.С. Радкевич и Н.С. Пробатова отметили низкую ценность признаков строения стебля на поперечном срезе, в то время как признаки строения стеблевой эпидермы оценивались значительно выше (Serbanescu, 1968 и др.).

В последние годы большое внимание уделяется исследованию эпидермы цветковых чешуй и использованию этих данных для целей систематики (Rudnicka-Sterna, 1972; Clark, Gould, 1975; Петрова, Николаевская, Федотова, 1983; Николаевская, 1989; Николаевская, Петрова, 1989; Rajbhandari, 1990).

Из числа изученных с различных территорий видов мятликов 15 входят в состав сибирской флоры, тем не менее сибирские мятлики в анатомическом отношении остаются изученными недостаточно, хотя некоторые работы в этом направлении проводились (Олонова, 1983, 1990а, б, 1997а, б, 1998б, 2003а, б; Сальникова, 1990). Для оценки возможности использования анатомических признаков для систематики и диагностики сибирских мятликов было проведено специальное исследование.

Были исследованы листья (листовые пластинки и язычки), стебли, оси метелки, нижние и верхние цветковые чешуи. Всесторонне изучались 23 вида, собранных на территории Сибири, при этом в 9 мелких секциях исследовалось по 1–2 вида, а в таких крупных и полиморфных, как *Poa* и *Stenopoa*, по 7 и 6 видов соответственно. Для получения сопоставимых результатов исследовались только гербарные образцы растений в фазе цветения, с хорошо развитыми верхними стеблевыми листьями, по 2–5 особей из каждого гербарного листа. У видов с узким ареалом и узкой экологической амплитудой (*P. pseudoabbreviata*, *P. paucispicula*) изучались особи с 2–3 гербарными листьями, у более широко распространенных видов (*P. palustris*, *P. pratensis*) с 5–8. Некоторые специальные исследования (поперечный срез листовой пластинки) проводились на более обширном материале (36 видов), при этом рассматривалось от 6 (*P. pseudoabbreviata*) до 70 (*P. sibirica*) гербарных листов. При популяционных исследованиях изучалось от 24 до 178 листовых пластинок из каждой популяции.

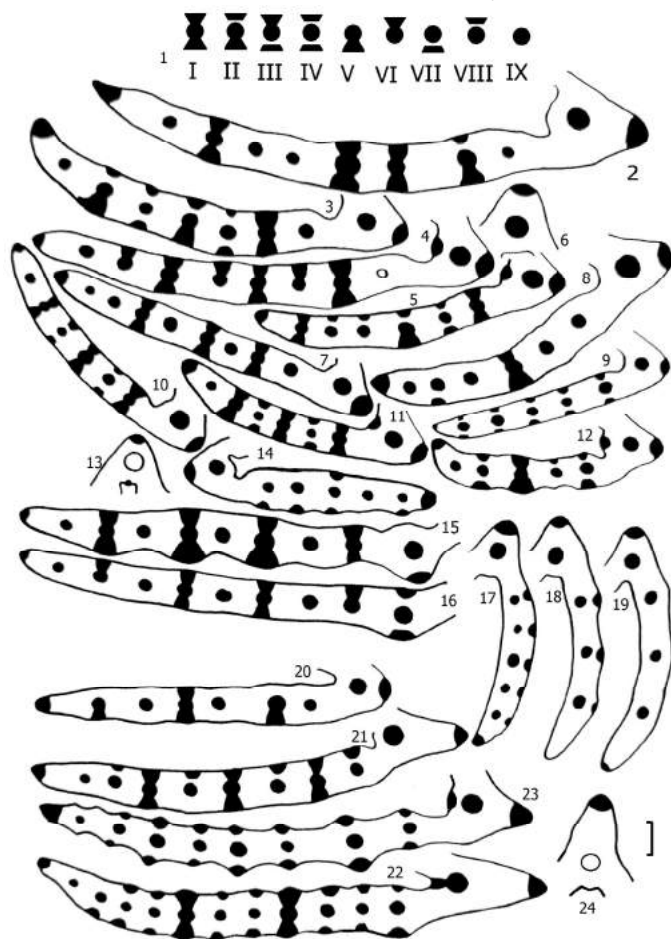


Рис. 2.9. Схема строения листовой пластинки на поперечном срезе:

- 1 – типы жилок по Вуколову (I–IX – различные типы расположения склеренхимы); 2 – *P. raduliformis*; 3, 4 – *P. pratensis*; 5, 6 – *P. angustifolia*; 7 – *P. alpigena*; 8 – *P. tianschanica* (Regel) Hackel ex O. Fedtsch.; 9 – *P. arctica*; 10–12 – *P. smirnovii*; 13, 14 – *P. bulbosa*; 15, 16 – *P. sibirica*; 17 – *P. annua* L.; 18, 19 – *P. abbreviata*; 20 – *P. paucispicula* Schribner et Merr.; 21 – *P. irtutica*; 22 – *P. remota*; 23, 24 – *P. trivialis*

У листовых пластинок изучались особенности строения на поперечном срезе, абаксиальная эпидерма (адаксиальная рассматривалась лишь в отдельных случаях, так как ее признаки более лабильны) и язычок.

При исследовании листьев на поперечном срезе учитывались следующие признаки: тип средней и боковых жилок по Вуколову (Vucoloff, 1929), отражающий особенности распределения механических тканей в листе, форма килля, наличие и распространение пузыревидных клеток на поперечном срезе. При исследовании эпидермы учитывались следующие показатели: в пространстве между жилками – количество устьиц в поле зрения, их длина, средняя длина и ширина длинных клеток, толщина клеточной стенки и их извилистость, наличие коротких клеток; в области над жилками – характер и форма коротких клеток, а также наличие кремневых бугорков (crown cells) и шипиков, извилистость длинных клеток.

У язычка просматривалась вся поверхность, а зарисовывался участок, взятый из верхней части нижней трети, лежащий ближе к средней линии. При исследовании язычка учитывалось наличие шипиков, волосков, коротких клеток.

Стеблевая эпидерма отбиралась в его верхней части, на расстоянии 1–1.5 см от метелки. При исследовании эпидермы стебля учитывалось наличие окремнелых бугорков, шипиков, особенности расположения коротких клеток (одиночные или парные), а также степень извилистости клеточных стенок.

Поперечный срез оси метелки делался в ее нижнем междоузлии. Веточки для исследования их поверхности отбирались из нижней мутовки, и рассматривалась их средняя треть. При исследовании метелки учитывалось наличие трихом на поверхности ее оси и веточек, расположение склеренхимы на поперечном срезе.

Поверхность цветковых чешуй просматривалась полностью, зарисовывались участки из верхней части нижней трети. Учитывались следующие признаки: наличие окремнелых бугорков, шипиков, макроволосков и устьиц в базальной, средней и апикальной частях чешуй, как по жилкам, так и между жилками, и анатомические элементы килей.

Препараты поперечных срезов листьев, стеблей и метелок были изготовлены по общепринятым методикам (Прозина, 1960; Braune, Leman, Taubert, 1971; Барыкина и др., 2004). Срезы изготавливались вручную, с помощью бритвы. Для изучения эпидермы образцы вымачивали в 20 % растворе NaOH в течение 10–15 минут, затем промывали водой и помещали на предметное стекло адаксиальной стороной вверх, после чего адаксиальную эпидерму вместе с мезофиллом аккуратно соскабливали при помощи бритвы, промывали кисточкой, переворачивали и просматривали. Для осветления препаратов использовали глицерин (Москалева, 1989; Климова, 1995). Для исследования листовой пластинки с каждого гербарного листа у 5–8 особей отбирались пластинки верхних стеблевых листьев. Из середины пластинок вырезались небольшие участки, из которых делались поперечные срезы или отделялась эпидерма. При исследовании эпидермы на каждом препарате просматривалось по 10 полей зрения. Для анализа использовались средние значения показателей.

Исследования проводились с помощью светового микроскопа «Биолам», для измерений использовали окуляр-микрометр, рисунки выполнялись с помощью рисовального аппарата РА-1. Подсчет числа устьиц в поле зрения производился при увеличении 15х20.

1. Листовая пластинка на поперечном срезе. Строение листьев у представителей секций *Alpinae* (*P. alpina*), *Arenaria* (*P. bulbosa*), *Nivicolae* (*P. vereczaginii*, *P. ircutica*), *Cenisia* (*P. smirnovii*, *P. arctica*) и типовой (*P. pratensis*, *P. pruinosa* Korotky, *P. alpigena*, *P. sobolevskiana*, *P. angustifolia*, *P. tianshanica*) оказалось довольно однообразным. По-видимому, это можно объяснить достаточно близким родством этих видов (см. рис. 2.9). Не обнаруживается особых различий даже между представителями разных секций. Более или менее заметно отличается только *P. ircutica*, сильно выдающийся киль которого напоминает по очертанию *P. remota* и, возможно, служит доказательством их родственной связи. Листья у отдельных особей *P. arctica* также несколько отличаются от общего плана строения. У них наблюдаются крайне слабое развитие механической ткани и менее толстая листовая пластинка. Виды этих секций, за небольшими исключениями (ксеромезофиты *P. angustifolia* и *P. tianshanica*), – мезоморфные равнинные и высокогорные растения. Средняя жилка у них главным образом III типа (по Вуколову), немного реже – V типа. Остальные признаки – очертания киля и среза в целом, величина и степень погруженности моторных клеток, типы боковых жилок – значительно варьируют в пределах видов. В ряде случаев и тип средней жилки не является постоянным для вида. Так, например, исследование 60 особей *P. mariae* и *P. smirnovii* показало, что

у 60 % наблюдалась средняя жилка V типа, а у 40 % – III, причем у последних участков склеренхимы над жилкой (адаксиальный тяж) нередко состоял всего из 1–2 рядов клеток. При этом не обнаружилось связи типа средней жилки ни с географическим положением, ни с местообитанием, ни с какими бы то ни было морфологическими особенностями.

Е.Н. Пояркова (1966), М.А. Галкин и Р.М. Середин (1973) приводят для *P. pratensis* только III тип средней жилки. Исследование более чем 80 образцов из различных пунктов и местообитаний Сибири показало, что нередко у особей, обладающих всеми признаками *P. pratensis*, совершенно отсутствует адаксиальный склеренхимный тяж, а иногда он выражен 1–2 рядами клеток. То же самое, правда значительно реже, встречается и у *P. angustifolia*. Е.Н. Пояркова (1966) отмечает, что на Украине *P. angustifolia* хорошо отличается анатомически от *P. pratensis* небольшим участком склеренхимы в киле, состоящим из двух рядов клеток, в то время как у последнего вида в киле имеется крупный многорядный участок склеренхимы. Исследования сибирских материалов не выявили таких различий (см. также гл. 3).

Исследование листьев *P. tianshanica* и *P. pruinosa*, таксонов, являющихся предположительно производными от гибрида между представителями типовой секции и рода *Arctopoa*, показало, что их структура более сходна с анатомической структурой *P. pratensis*.

Секция *Micranthera* представлена в Сибири двумя видами – *P. annua* и *P. supina* Schrader. М.А. Галкин и Р.М. Середин (1973) установили, что у северокавказских особей *P. annua* по краям листовой пластинки склеренхимы нет. Изучение сибирских материалов показало, что хотя у этого вида, так же как и у *P. supina*, склеренхима в целом развита довольно слабо, по краям листовой пластинки имеются склеренхимные тяжи, средняя жилка и преобладающие боковые – V типа. Строение листьев этих двух видов отличается постоянством.

Секция *Homalopoa* представлена в Сибири единственным видом *P. remota*. Сибирские особи этого вида анатомически не отличаются от украинских и северокавказских. Форма пластинки и киля, тип средней жилки и другие признаки этого вида весьма устойчивы (рис. 2.9).

Исследование близких видов *P. sibirica* и *P. insignis* (секция *Macropoa*), с одной стороны, не обнаружило никаких различий по анатомическому строению листьев, с другой – имеется некоторый полиморфизм в расположении склеренхимы вокруг средней жилки. Из 70 исследованных особей у 10 средняя жилка оказалась V типа, а у 60 – III, причем у многих из них адаксиальный тяж выражен всего 1–3 рядами клеток (рис. 2.9).

У *P. pseudoabbreviata* и *P. abbreviata* из секции *Abbreviatae* механическая ткань листьев слабо развита, средняя жилка бывает не только III типа, как указывает Н.С. Пробатова (1974), но и V типа (рис. 2.10).

Poa paucispicula – единственный представитель секции *Oreinos* в Сибири. Этот вид отличается очень тонкими и нежными листьями, слабым развитием механических тканей, средняя жилка V типа, среди боковых преобладает VI тип (рис. 2.9).

Poa trivialis – единственный в России представитель секции *Pandemos*. Согласно исследованиям Е.Н. Поярковой (1966), М.А. Галкина и Р.М. Середина (1973), этот вид имеет среднюю жилку III типа. Из 45 исследованных сибирских особей этого вида у 45 % обнаружилась средняя жилка III типа, у 14 % – того же типа, но адаксиальный тяж представлен всего 1–2 рядами клеток, и у 41 % была обнаружена средняя жилка V типа. Среди боковых жилок преобладает III тип, киль, как правило, треугольный, вытянутый, средняя жилка смещена к адаксиальной поверхности, поверхность листовой пластинки ребристая (рис. 2.9).

Секция *Stenopoa* наиболее многовидовая и полиморфная. Ее виды встречаются в самых разнообразных местообитаниях – от болот до опустыненных степей, и это в первую очередь отражается на анатомическом строении листьев. Строение листовой пластинки в этой секции отличается наибольшим многообразием. У сибирских представителей встречается средняя жилка всех типов, за исключением VI, причем почти все это разнообразие нередко фиксируется у представителей одного вида. В самых широких пределах изменяются и все остальные признаки: форма листьев на срезе, мощность склеренхимных тяжей, преобладающие типы боковых жилок, степень развития моторных клеток. Исследовались листья 16 видов секции (по некоторым видам отсутствовали достоверные материалы). Для изучения восьми наиболее интересных видов, в зависимости от степени изменчивости признаков, изготавливалось от 50 до 130 препаратов. Результаты изучения оказались следующими.

У *P. nemoralis*, по исследованиям М.А. Галкина и Р.М. Середина (1973), средняя жилка бывает только I типа. Изучение сибирских материалов (подбирались наиболее типичные экземпляры вида с коротким, не длиннее 1 мм, язычком, опушенной осью колоска и верхним узлом, расположенным в верхней половине стебля) показало, что такой тип средней жилки был обнаружен только у 18 % особей (из 83 исследованных). У 27 % средняя жилка была II типа и у 55 % – III. Мощность склеренхимных тяжей также сильно варьировала (см. рис. 2.10). Это может служить подтверждением мнения Н.Н. Цвелева (2009), что в Сибири *P. nemoralis* замещается иным видом.

Poa skvortzovii – более ксероморфный вид, замещающий *P. nemoralis* в засушливых местообитаниях на востоке региона. У этого вида III тип средней жилки встречается уже значительно чаще – у 78 %. При этом у 11 % особей был выявлен I тип и у 11 % – II тип средней жилки (рис. 2.10).

Poa palustris – очень полиморфный и пластичный вид, занимающий самые разнообразные экологические ниши (исследовались наиболее типичные экземпляры вида с длинными листьями и длинным язычком, голой осью колоска и верхним узлом, расположенным в верхней половине стебля). Е.Н. Пояркова (1966), Н.С. Пробатова (1974), М.А. Галкин и Р.М. Середин (1973) указывают для этого вида среднюю жилку I типа, в то время как из 130 сибирских растений у 64 % была обнаружена средняя жилка III типа, а I и II типы средней жилки соответственно у 7 и 29 % особей (рис. 2.10).

Исследовались также популяции мятликов, сочетающих признаки *P. nemoralis* и *P. palustris*, относимые здесь к гибридогенному комплексу (агрегату) *P. intricata* Wein. У них также встречаются средние жилки первых трех типов, причем тип, как и у предыдущих видов, не зависит от местообитания. Вместе с тем у растений, собранных на каменистых склонах, мощные пучки склеренхимы могут доходить до средней жилки.

Poa urssulensis – агрегат, имеющий предположительно гибридное происхождение, занимающий, по мнению Н.Н. Цвелева (1976а), промежуточное положение между *P. nemoralis*, *P. palustris* и *P. versicolor*. На территории Сибири он представлен тремя видами – собственно *P. urssulensis*, *P. krylovii* Reverd. и *P. buriatica* (Olonova) Olonova.

Исследование *P. urssulensis* s. str. (растения с коротким, не более 1.5 мм, язычком, голой осью колоска и верхним узлом, расположенным в нижней части средней трети или в верхней части нижней трети стебля) и морфологически близкого к нему *P. buriatica* показало, что и строение листьев, и расположение склеренхимы у этих видов отличаются большим разнообразием (рис. 2.10). Встречаются растения со средней жилкой I, II, III и V типов, а также дважды была обнаружена средняя жилка с прилегающим к ней участком склеренхимы. Такие жилки были описаны Н.С. Про-

батовой (1974) у видов *Arctopoa*. Кроме того, у этих видов встречается своеобразный тип жилки, не отмеченный у других видов секции, представляющий собой нечто среднее между II и III типами, но ближе к последнему. Между проводящим пучком и адаксиальным склеренхимным тяжем находится только одна крупная клетка с толстыми опробковевшими стенками, похожая на те, из которых состоят «цепочки», отмеченные Н.С. Пробатовой у *Arctopoa*. Жилки этого типа были отмечены у 23 % исследованных особей, а в сумме с III типом, к которому они ближе всего, получается 47 %. Таким образом, у *P. urssulensis* и *P. buriatica* преобладают особи со средней жилкой III и II типов (соответственно 47 и 40 %), значительно реже встречаются I (10 %) и V (3 %) типы. У некоторых растений склеренхимные тяжи выражены настолько сильно, что образуют утолщения над и под боковыми жилками, из-за чего листья на поперечном срезе приобретают четковидную форму.

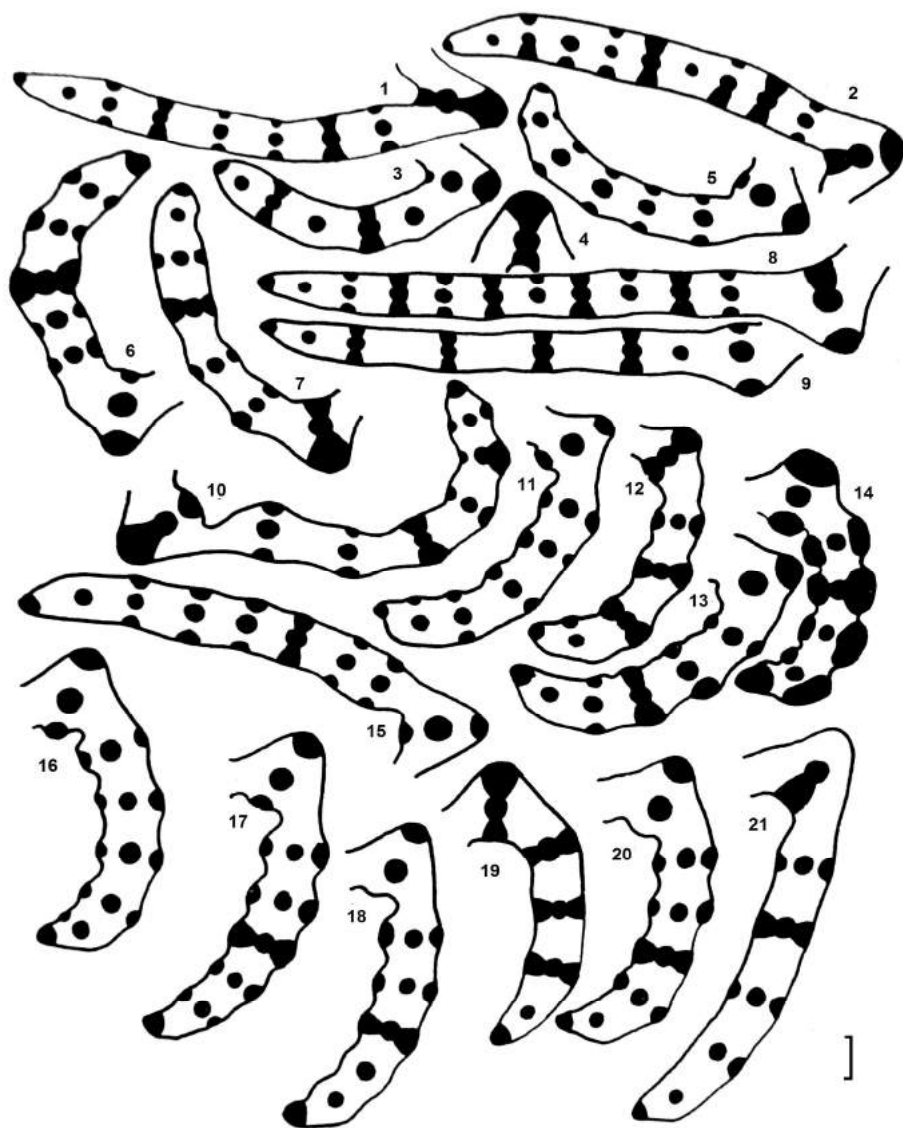


Рис. 2.10. Схема строения листовой пластинки на поперечном срезе:

1–3 – *P. nemoralis*; 4, 5 – *P. skvortzovii*; 6 – *P. buriatica*; 7 – *P. urssulensis*; 8–10 – *P. palustris*;
11, 12 – *P. krylovii*; 13, 14 – *P. attenuata*; 15 – *P. argunensis*; 16–18 – *P. stepposa*; 19–20 – *P. glauca*;
21 – *P. altaica*

Для того чтобы выяснить, зависит ли тип средней жилки от местообитания, в течение двух лет изучалась морфологически выровненная популяция *P. urssulensis*, произрастающая по берегу р. Кии (Кузнецкий Алатау), занимающая верхнюю сухую каменистую часть склона, ниже выходящая на луг и далее – на прибрежные галечники. Особи, растущие на лугу и галечнике, не испытывали недостатка во влаге. Освещение было везде приблизительно одинаковое. Всего было исследовано 178 особей. Поскольку группы из разных местообитаний содержали разное число особей, приводится процентное содержание числа растений с тем или иным типом жилки (табл. 2.1). Было установлено, что в каждом местообитании, будь то сухой каменистый склон, луг или сырой галечник, реже всего встречался I тип средней жилки и чаще всего – III. Исследования показали, что у *P. urssulensis* наблюдается тенденция перехода к III типу средней жилки независимо от условий произрастания.

Таблица 2.1. Соотношение типов средней жилки у листовых пластинок *Poa urssulensis* (%) в различных местообитаниях (n = 178)

Тип средней жилки по Вуколову	Местообитание		
	Каменистый склон	Прибрежный галечник	Луг
I	16	11	5
II	16	22	10
III	68	67	85
Итого	100	100	100

Poa krylovii отличается от остальных видов секции тем, что у него преобладают I и II типы средней жилки, на долю которых приходится по 35 %, и только 30 % особей имеют среднюю жилку III типа (рис. 2.10). Другими словами, I тип средней жилки здесь встречается чаще, чем у мезоморфных *P. nemoralis* и *P. palustris*. Такое отклонение от общей тенденции перехода к III типу средней жилки с увеличением ксероморфности вида можно, очевидно, объяснить тем, что на фоне общего развития гибридизационных процессов, захвативших и мезоморфные виды, анатомическая структура листьев *P. krylovii* в результате мозаичной эволюции осталась ближе к предковой форме, в то время как большинство сибирских представителей *P. nemoralis* и *P. palustris* в результате гибридизации и приспособительной эволюции утратило характерное расположение склеренхимных тяжей.

Poa stepposa, *P. botryoides*, *P. reverdattoi* и *P. argunensis* имеют еще более ксероморфную структуру, чем *P. urssulensis*, и листья у них более узкие, свернутые, с утолщениями над жилками и у наиболее ксероморфных особей с бороздками между ними. У этих видов преобладает III тип средней жилки (85 %), характерный для большинства ксероморфных представителей секции, и 15 % имеет среднюю жилку II типа. Среди боковых жилок преобладает III тип (рис. 2.10).

Poa attenuata – еще более ксероморфный вид секции. Средняя жилка у этих особей, за редким исключением, III типа. Число боковых жилок сокращается до 5 (7) с каждой стороны. Все склеренхимные тяжи хорошо развиты, нередко между жилками имеются бороздки, способствующие уменьшению транспирации (рис. 2.10).

Следующая группа видов – *P. glauca*, *P. altaica*, *P. tristis* Trin., *P. shapshalica* Olonova – представители деспециализированного гибридогенного агрегата *P. glauca*, имеют самые разнообразные листья, от мезоморфных (длинных, плоских и мягких) до ксероморфных (коротких, свернутых и жестких), разнообразны и типы их строения, начиная от имеющих все жилки I типа и кончая характерными для ксероморфных представителей *Stenopoa*, с хорошо развитыми склеренхимными тяжами (рис. 2.10).

Сравнение процентного содержания особей с различными типами средней жилки у видов секции *Stenopoa* показало, что в целом с повышением ксероморфности вида увеличивается содержание особей с III типом средней жилки и у наи-

более ксероморфных (*P. attenuata*) приближается к 100 %. Единственное отступление от общей тенденции наблюдалось у *P. krylovii*, у которой преобладал I тип средней жилки, и доля особей с этим типом превысила таковую у мезоморфных *P. nemoralis* и *P. palustris*. Исследование сибирских представителей *P. nemoralis* и *P. palustris* показало, что для них в противоположность европейским и дальневосточным особям более характерна средняя жилка III типа. Это можно, очевидно, объяснить широким развитием гибридизационных процессов на территории Сибири.

В целом же исследование анатомической структуры листовой пластинки на поперечном срезе у сибирских представителей рода *Poa* показало, что наиболее устойчива она у тех видов и секций, у которых слабо варьируют макроморфологические признаки, и, наоборот, у видов, отличающихся большим полиморфизмом, как правило, сильно варьирует и анатомическая структура. Наряду с этим выявились некоторые особенности строения, присущие отдельным видам или секциям. Так, листовые пластинки мезоморфных *P. trivialis* и *P. remota* имеют на поперечном срезе вытянуто-треугольные кили, в то время как у ксероморфных *P. attenuata* и *P. reverdattoi* в отдельных случаях киль не выражен вообще. С переходом к ксероморфным условиям существования у некоторых видов (*P. attenuata*, *P. argunensis*, *P. glauca*) появляются складки на абаксиальной поверхности листьев, которые хорошо заметны на поперечном срезе, а также заметны многочисленные трихомы и в ряде случаев окремнелые бугорки. У отдельных видов тип средней жилки на поперечном срезе остается более или менее постоянным, однако исследования этого признака на популяционном уровне показали, что в большинстве случаев сохраняется лишь определенная, по-видимому, генетически обусловленная тенденция. Сам же признак благодаря развитию среди злаков гибридизационных процессов варьирует достаточно широко. Особенно хорошо это заметно при сопоставлении варьирования древних низкохромосомных видов и молодых видов явно гибридного происхождения. Тем не менее, похоже, что тип средней жилки является наследственно обусловленным и практически не зависит от условий произрастания растения.

2. Листовая эпидерма. Исследованные виды мятликов существенно различаются по форме, размерам и расположению коротких клеток, наличию или отсутствию их в области между проводящими пучками, по степени извилистости клеточных стенок (табл. 2.2, рис. 2.11, 2.12). Почти все исследованные виды имеют шипики над проводящими пучками; у отдельных видов помимо их отмечены и окремнелые бугорки (*P. trivialis* L., *P. reverdattoi* Roshev., *P. argunensis* Roshev.), а у *P. pseudoabbreviata* шипики располагаются даже в области между проводящими пучками. Своеобразную форму клеток листовой эпидермы имеют *P. supina* и *P. trivialis*. У *P. supina* в области между проводящими пучками длинные клетки имеют форму почти правильных вытянутых шестиугольников. Короткие клетки в этой области отсутствуют вообще. Над проводящими пучками среди узких длинных клеток с прямыми стенками встречаются укороченные клетки с очень извилистыми стенками. Строго говоря, их нельзя назвать короткими, поскольку они довольно сильно вытянуты в длину, тем не менее они значительно короче обычных длинных клеток, присущих этой области, и существенно отличаются от них по форме. Похожего типа клетки встречаются у *P. sibirica* (см. рис. 2.11).

Над проводящими пучками короткие клетки присутствуют в том или ином количестве у всех видов. Чаше они располагаются одиночно, но нередко и попарно, как у *P. raduliformis* Prob., *P. alpigena*, *P. tianschanica*, могут быть квадратными, округлыми, бобовидными, х-видными (с вогнутыми сторонами), обыкновенно сохраняя определенный тип на видовом уровне (см. табл. 2.2).

Рис. 2.11. Строение абаксиальной эпидермы верхнего стеблевого листа:

- 1 – *P. irtutica*; 2 – *P. remota*;
3 – *P. sibirica*; 4 – *P. trivialis*;
5 – *P. supina*; 6 – *P. paucispicula*;
7 – *P. pseudoabbreviata*;
8 – *P. reverdattoi*;
9 – *P. argunensis*; 10 – *P. glauca*

У *P. trivialis* устьица расположены строго в 2 ряда и форма длинных клеток между ними также приближается к шестиугольной. Короткие клетки практически отсутствуют не только в области между жилками, но и над жилками. В последней очень ярко выражены шипики.

В строении эпидермы листовой пластинки нашли свое отражение некоторые черты специализации, присущие ксерофитам (Мирославов, 1962, 1974). Однако наряду с признаками, имеющими приспособительный характер (уменьшением

средней длины клеток, увеличением толщины и извилистости их антиклинальных стенок), у ксероморфных видов (*P. argunensis*, *P. glauca*, *P. attenuata* и др.) ряд признаков (длина устьиц и их среднее количество в поле зрения) не обнаруживает явного тяготения к той или иной экологической группе. Визуальный анализ большого числа препаратов также показал, что внутри популяций мезоморфного вида *P. palustris* наблюдается большее варьирование таких признаков, как количество и форма коротких клеток и над жилками, и между ними. Длина длинных клеток в пределах поля зрения, а также их форма, извилистость их стенок, количество рядов клеток между жилками варьируют значительно больше, чем у ксероморфной *P. argunensis*. Таким образом, *P. palustris*, как менее специализированный вид, и в анатомическом отношении проявляет большую пластичность, чем высокоспециализированный *P. argunensis* (Олонова, 1997б).

К. Latowski (1997), исследовавший устьица как злаков, так и других семейств, связывает размеры устьиц с плоидностью растения, указывая, что чем выше плоидность, тем больше длина устьиц. У сибирских мятликов мелкие устьица были зафиксированы и у ксероморфной *P. tianschanica*, и у мезоморфных *P. sibirica*, *P. remota*, *P. trivialis* и *P. supina* (последние четыре вида являются диплоидами). Вместе с тем наиболее крупные устьица принадлежат к явно высокохромосомным *P. smirnovii*, *P. pratensis*, *P. alpigena*, *P. angustifolia* и *P. raduliformis*. Что касается *P. tianschanica*, этот вид имеет предположительно гибридное происхождение, но его соматическое хромосомное число, к сожалению, до сих пор неизвестно. Крайне редко расположены устьица у *P. paucispicula*. Это в целом подтверждает мнение К. Latowski о возможной взаимосвязи между длиной устьиц и плоидностью вида.

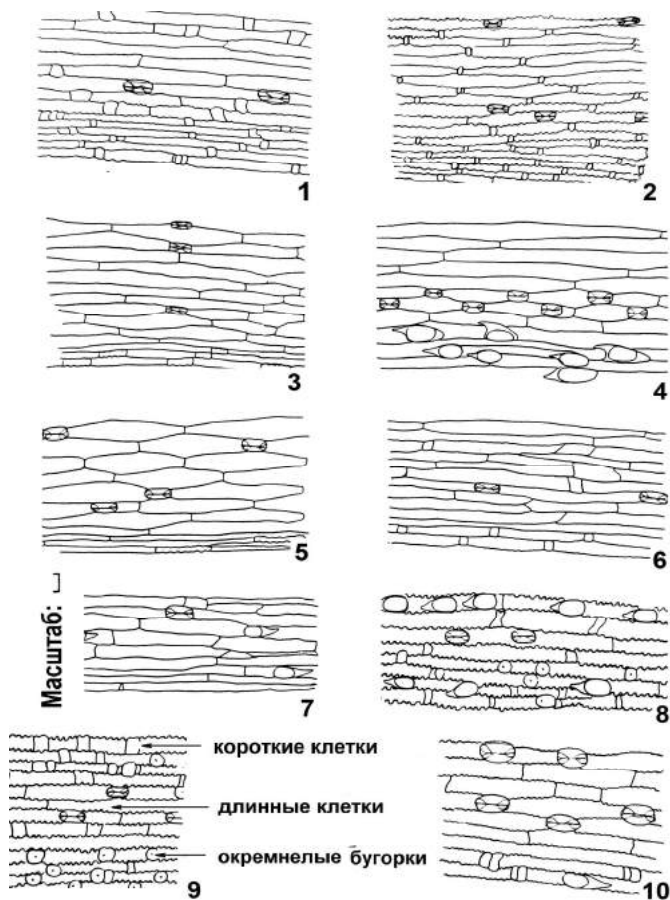


Таблица 2.2. Характеристика абаксиальной поверхности эпидермы листовой пластинки некоторых сибирских видов *Рoa* L.

Секция	Вид	Между проводящими пучками							Над проводящими пучками			
		Устьица		Длинные клетки				Короткие клетки (наличие)	Короткие клетки			Длинные клетки
		Среднее число в поле зрения	Средняя длина (мкм)	Средняя длина клетки (мкм) А	Средняя ширина клетки (мкм) В	А:В	Извилистость клеточных стенок		Тип сочетания коротких клеток	Шипики (наличие)	Форма коротких клеток	Извилистость клеточных стенок
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	<i>P. alpina</i>	4.50	8.88	45.93	5.93	7.6	–, +	+	1	-	к	–
2	<i>P. bulbosa</i>	5.00	8.74	42.22	6.67	6.6	–, +	–	1	+	с	–
3	<i>P. smirnovii</i>	2.50	11.85	42.22	6.67	6.6	–, +	+	1	+	к	+,++
3	<i>P. arctica</i>	2.00	9.26	34.82	5.19	6.7	++	+	1, 2	+	б	++
4	<i>P. pratensis</i>	2.33	11.16	53.33	5.93	8.9	–, +	+	1, 2	+	б	+,++
4	<i>P. angustifolia</i>	4.67	11.11	51.85	5.19	10	++	+	1, 2	+	с	+,++
4	<i>P. raduliformis</i>	1.60	11.13	51.85	5.93	8.8	+++	+	1, 2	+	б, с	+,++
4	<i>P. alpigena</i>	3.25	10.96	66.67	5.93	11.2	++	+	1,2	+	к, с	+,++
4	<i>P. tianschanica</i>	5.20	6.07	44.44	5.93	7.8	+	+	1, 2	+	к, с	+,+++
5	<i>P. ircutica</i>	2.63	6.67	37.04	5.19	7.1	–, +	+	1,2,3	+	к, б,с	+,++
5	<i>P. vereczaginii</i>	2.75	9.17	44.38	5.93	7.0	-	+	1(2)	+	к(б)	+
6	<i>P. remota</i>	8.11	5.26	47.41	5.93	8.0	–, +	+	1, (2)	+	к, с	++,+++

Окончание табл. 2.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
7	<i>P. sibirica</i>	4.50	5.56	37.78	5.19	6.4	–, +	–	1	+	у	+, ++
8	<i>P. trivialis</i>	17.00	5.76	37.04	5.93	6.3	–	–	–	+	к	+
9	<i>P. supina</i>	10.35	6.10	33.33	5.93	5.6	–	–	–	–	у	–, +
11	<i>P. paucispicula</i>	0.29	6.59	45.93	4.44	10.3	–, +	–	1	–, (+)	к	+
11	<i>P. pseudoabbreviata</i>	3.90	9.85	40.00	5.42	7.8	–	–	–	+	–	–
12	<i>P. palustris</i>	3.28	9.63	51.85	5.93	10.0	–, +	+	1, 2, 3	+	к, б, с	–, +
12	<i>P. nemoralis</i>	3.07	9.52	45.03	5.93	10.1	–, +	+	1, 2	+	к, с	–, +
12	<i>P. argunensis</i>	8.33	7.33	33.30	5.93	5.58	+++	+	1, 2	+	х	++
12	<i>P. reverdattoi</i>	8.00	7.12	37.04	5.93	7.45	+++	+	1, 2	+	х	++
12	<i>P. altaica</i>	0.30	8.23	40.79	5.19	6.2	2	+	1, 2	+	к, б	+, ++
12	<i>P. glauca</i>	11.40	8.23	37.04	5.93	6.4	1, 2	+	1, 2	+	к, б	+, ++

Примечание: 1 – *Alpinae*; 2 – *Bulbosae*; 3 – *Cenisia*; 4 – *Poa*; 5 – *Nivicolae*; 6 – *Homalopoa*; 7 – *Macropoa*; 8 – *Coenopoa*; 9 – *Ochlopoa*; 10 – *Oreinos*; 11 – *Abbreviatae*; 12 – *Stenopoa*. Между проводящими пучками: короткие клетки: – – отсутствуют; + – присутствуют. Клеточные стенки: – – прямые; + – слабо извилистые; ++ – сильно извилистые; +++ – очень сильно извилистые. Над проводящими пучками: тип сочетания коротких клеток: – – не выявлены; 1 – одиночные; 2 – парные; 3 – в группах по 3 и более. Шипики: – – отсутствуют; + – присутствуют. Короткие клетки: – – не выявлены; к – квадратные; б – бобовидные; х – х-видные; с – суженные; у – удлинённые. Клеточные стенки длинных клеток: – – прямые; + – слабо извилистые; ++ – сильно извилистые, +++ – очень сильно извилистые.

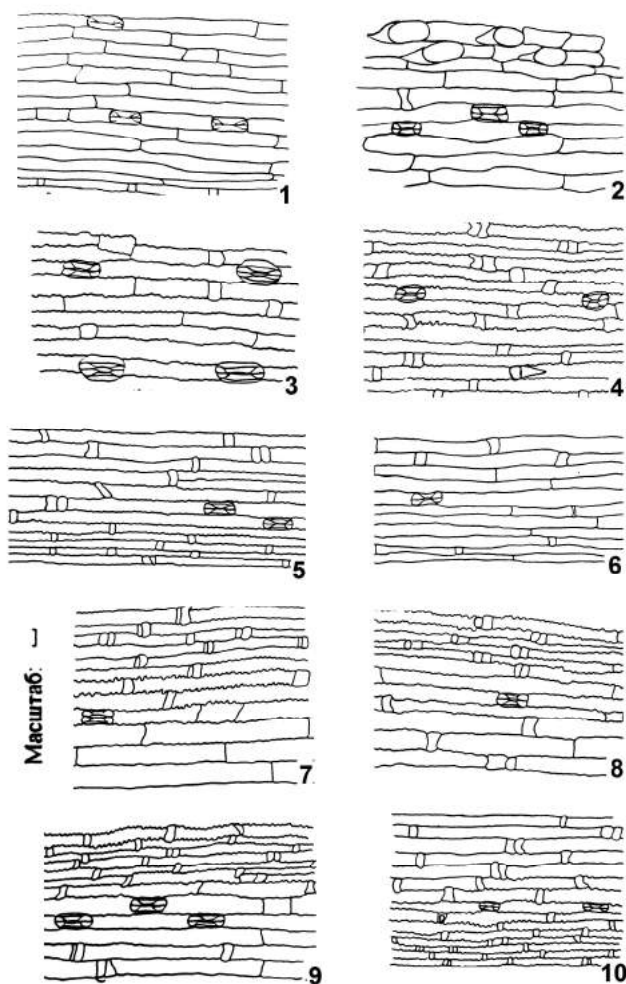


Рис. 2.12. Строение абаксиальной эпидермы верхнего стеблевого листа:

- 1 – *P. alpina*; 2 – *P. bulbosa*; 3 – *P. smirnovii*; 4 – *P. arctica*; 5, 6 – *P. pratensis*; 7 – *P. raduliformis*; 8 – *P. alpigena*; 9 – *P. angustifolia*; 10 – *P. tianshanica*

извилистые, а у *P. pseudoabbreviata* и *P. smirnovii* почти прямые, то у *P. arctica*, *P. sibirica*, *P. reverdattoi*, *P. argunensis* и *P. glauca* в большинстве случаев они сильно извилистые. При этом длинные клетки над проводящими пучками и между ними могут сильно различаться по степени извилистости клеточных стенок (*P. angustifolia*). *Poa supina* существенно отличается ото всех других видов по форме длинных клеток, лежащих между проводящими пучками – длинные клетки этого вида имеют форму вытянутых шестиугольников, в то время как у большинства видов *Poa* они представляют собой вытянутые прямоугольники.

5. На поперечном срезе оси метелки были выявлены некоторые различия в количестве и расположении склеренхимы у разных видов (рис. 2.15), но прямой зависимости между этими признаками и экологической приуроченностью видов проследить не удалось – и самое малое, и самое большое количество склеренхимы было

3. Исследование поверхности язычка также выявило своеобразные черты строения некоторых видов *Poa* (рис. 2.13, табл. 2.3). У большинства из них на поверхности были обнаружены шипики, у отдельных особей *P. sibirica*, *P. pratensis* и *P. raduliformis* (единично – у *P. remota*) – волоски, у *P. smirnovii*, *P. arctica* и *P. reverdattoi* – короткие клетки. Вместе с тем надо отметить очень длинные, до 0.25 мм, волоски, встречающиеся иногда у *P. insignis* (Aggr. *P. sibirica*).

4. Стеблевая эпидерма, как и листовая, имеет неоднородную структуру над проводящими пучками и между ними (рис. 2.14). Разные виды различаются по наличию или отсутствию шипиков и окремелых клеток, которые располагаются строго над проводящими пучками, по форме и сочетанию коротких клеток, по длине и степени извилистости стенок длинных клеток как над проводящими пучками, так и между ними. Так, если у *P. alpina* L., *P. bulbosa* L. и *P. alpigena* клеточные стенки слабо

зафиксировано соответственно у мезоморфных *P. smirnovii* и *P. irtutica*. Тем не менее заметно, что с повышением ксероморфности появляется продольная складчатость как на оси метелки, так и на стебле за счет сильного развития склеренхимных тяжей над проводящими пучками. У некоторых видов *Poa* эпидерма оси метелки также содержит шипики.

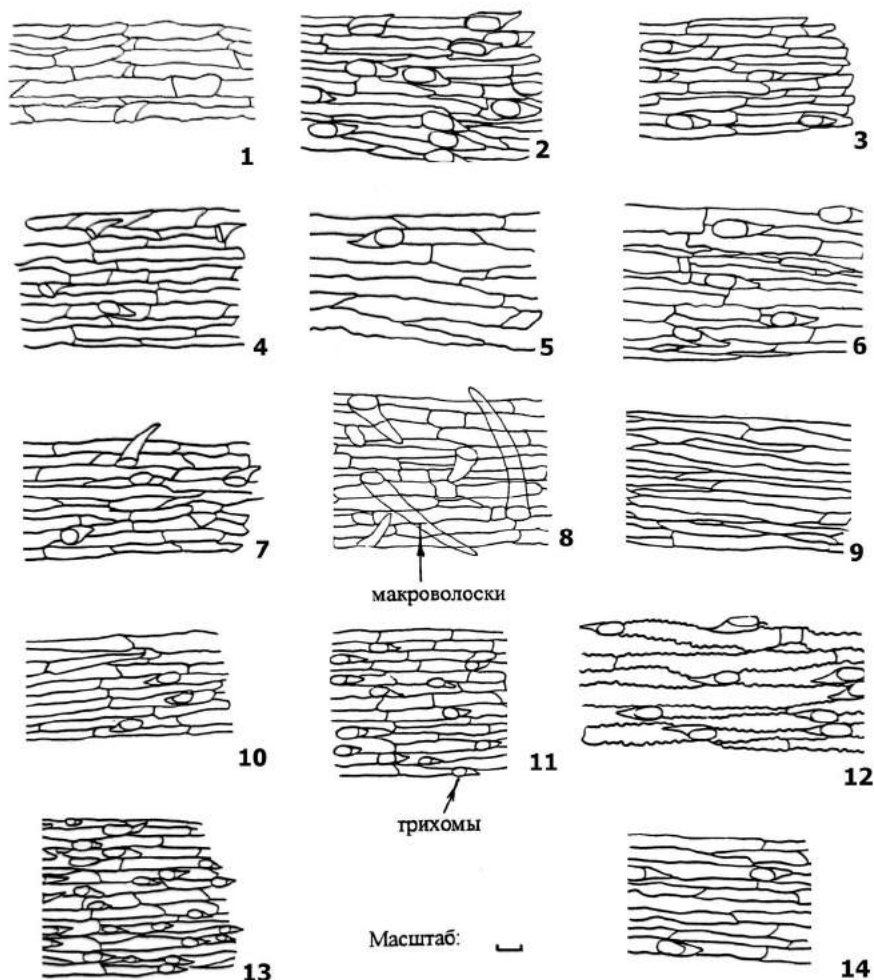


Рис. 2.13. Абаксиальная поверхность язычка верхнего стеблевого листа:
1 – *P. arctica*; 2 – *P. pratensis*; 3 – *P. angustifolia*; 4 – *P. alpigena*; 5 – *P. tianshanica*;
6 – *P. irtutica*; 7, 8 – *P. sibirica*; 9 – *P. paucispicula*; 10 – *P. pseudoabbreviata*;
11 – *P. argunensis*; 12 – *P. reverdattoi*; 13 – *P. glauca*; 14 – *P. turfosa*

6. Поверхность веточек метелки у одних видов всегда гладкая, лишенная шипиков и окремнелых бугорков (*P. alpina*, *P. annua*, *P. supina*, *P. paucispicula* и др.), у других – всегда покрыта многочисленными шипиками, расположенными правильными рядами (*P. palustris*, *P. argunensis*, *P. reverdattoi*, *P. glauca*, *P. altaica*), у третьих шипики разбросаны беспорядочно, сильно варьирует как их длина, так и густота, так что на одном гербарном листе встречаются особи с веточками метелки, как относительно густо покрытыми шипиками, так и с совершенно голыми. Особенно заметно выражено это варьирование у видов секции *Poa* – *P. pratensis* и *P. alpigena*.

7. Строение цветковых чешуй мятликов довольно однообразно – у большинства исследованных видов эпидерма нижних и верхних цветковых чешуй состоит из

удлиненных клеток с сильно извилистыми стенками, чередующихся с окремнелыми бугорками. Длина клеток увеличивается по направлению к верхушке. Обычно при основании цветковых чешуй бугорки располагаются более густо, к верхушке они делаются более редкими, часто переходя в шипики (Олонова, 1999б). Шипики были обнаружены на поверхности цветковых чешуй многих видов (см. табл. 2.3). При этом у ряда видов в строении эпидермы цветковых чешуй были выявлены некоторые особенности – так, у *P. bulbosa*, *P. supina* и *P. annua* окремнелые бугорки на верхней цветковой чешуе совершенно отсутствуют (рис. 2.16), а у *P. paucispicula* встречаются лишь единично. У *P. alpina*, *P. smirnovii*, *P. reverdattoi*, *P. argunensis* и *P. altaica* большинство особей имеют волоски как на нижних цветковых чешуях, так и на верхних, однако этот признак может довольно сильно варьировать в пределах популяции (Олонова, 2000б). В целом же признаки цветковых чешуй мало изменчивы, разнообразием отличаются только трихомы килей верхних цветковых чешуй, варьирующие от мелких зубцевидных шипиков у *P. trivialis* до длинных волосков у *P. supina* (рис. 2.17). Тем не менее этот признак является очень устойчивым не только в пределах видов, но и в пределах секций. Он успешно используется многими систематиками как для разграничения секций мятликов, так и для выявления родственных отношений между отдельными секциями.

Таблица 2.3. Анатомическая характеристика некоторых сибирских видов *Poa* L.

Секция	Вид	Язычок		Стеблевая эпидерма			Ось метелки	Верхняя цветковая чешуя (между килеями)				Нижняя цветковая чешуя (между жилками)	
		Шипики	Волоски	Шипики	Окремнелые бугорки	Тип сочетания коротких клеток	Шипики	Окремнелые бугорки	Шипики	Волоски	Устьица	Волоски	Шипики
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	<i>P. alpina</i>	–	–	–	–	1	–	+	–	+	–	+	–
2	<i>P. bulbosa</i>	–	–	–	–	1	+	+	–	–	–	–	–
3	<i>P. smirnovii</i>	–	–	–	–	1, (2)	–, (+)	+	+	+	–	–	+
3	<i>P. arctica</i>	–	–	–	–	1	–, (+)	+	+	+	–	+	+
4	<i>P. pratensis</i>	+	–	–	–	0	+	+	–, (+)	–	–	–	–, (+)
4	<i>P. angustifolia</i>	–, +	–	–	–	1	+	+	–, (+)	–	–	–	–, (+)
4	<i>P. raduliformis</i>	+	–	–	–	1	+	+	+	–	–	–	–, (+)
4	<i>P. alpingena</i>	+	–	–	–	1	–, (+)	+	+	–	–	–	–, (+)
4	<i>P. tianschanica</i>	+	–	–	–	1	+	+	+	–	–	–	–
5	<i>P. ircutica</i>	+	–	–	–	1	–	+	+	–	–	–	–
5	<i>P. verczagii</i>	+	–	–	–	1	–	+	–, (+)	–	–	–	–
6	<i>P. remota</i>	+	–, (+)	–	–	1	+	+	–, (+)	–	–	–	–
7	<i>P. sibirica</i>	+	–, (+)	–	–	1	+	+	+	–	–	–	–, (+)

Окончание табл. 2.3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
8	<i>P. trivialis</i>	+	–	+	–	1	+	+	–, (+)	–	–	–	–
9	<i>P. supina</i>	–	–	–	–	1	–	–, (+)	–	–	–	–	–
10	<i>P. paucispicula</i>	–	–	–	–	1	–, (+)	–, (+)	+	–	–	–	–
11	<i>P. pseudoabbreviata</i>	–, (+)	–	+	–	1	+	+	+	–	–	–	–
12	<i>P. palustris</i>	+	–	+	–	1	+	+	+	–	–	–	–
12	<i>P. nemoralis</i>	+	–	+	–	1	+	+	+	–	–	–	–
12	<i>P. argunensis</i>	+	–, (+)	+	+	1, 2	+	+	+	+	–	+	+
12	<i>P. reverdattoi</i>	+	–, (+)	+	+	1	+	+	+	+	–	+	+
12	<i>P. altaica</i>	+	–, (+)	+	–, (+)	1	+	+	+	–, (+)	+	+	+
12	<i>P. glauca</i>	+	–, (+)	+	–, (+)	1	+	+	+	–, (+)	+	+	+

Примечание. Секции: 1 – *Alpinae*; 2 – *Bulbosae*; 3 – *Cenisia*; 4 – *Poa*; 5 – *Nivicolae*; 6 – *Homalopoa*; 7 – *Macropoa*; 8 – *Coenopoa*; 9 – *Ochlopoa*; 10 – *Oreinos*; 11 – *Abbreviatae*; 12 – *Stenopoa*; – – отсутствуют; + – присутствуют. Тип сочетания коротких клеток: 1 – одиночные; 2 – парные; 3 – в группах по 3 и более.

К. Rajbhandari (1990) обнаружил устьица на верхних цветковых чешуях *P. arctica*, *P. glauca*, *P. sibirica*, *P. annua*, *P. trivialis*, *P. angustifolia* и *P. bulbosa* (исследования проводились главным образом на шведском и непальском материале). При этом у двух последних видов устьица были найдены у всех исследованных особей, а у остальных встречались чешуи как с устьицами, так и без устьиц. У сибирских мятликов найти устьица на эпидерме верхних цветковых чешуй большинства видов не удалось. Они были обнаружены только у двух видов – *P. glauca* и *P. argunensis*.

Проведенное исследование анатомо-морфологической структуры сибирских мятликов позволило выявить их большое разнообразие. Максимальный консерватизм проявили признаки генеративных органов – нижних и верхних цветковых чешуй. Анатомическое строение стеблей и листьев в значительной мере обусловлено влиянием экологических факторов, поэтому в их строении наиболее часто прослеживаются черты приспособления вида к условиям существования, приобретенные в ходе эволюции. Особенно хорошо это заметно на примере секции *Stenopoa*. Вместе с тем представляется, что расположение склеренхимы на поперечном срезе листа является в большей степени генетически детерминированным признаком, хотя в целом и наблюдается с увеличением ксерофильности вида постепенный переход от I типа средней жилки к III, тем не менее имелись устойчивые различия по этому признаку даже между видами одного агрегата. Ряд признаков обнаружил достаточно высокую вариабельность (средняя длина устьиц, их среднее число в поле зрения).

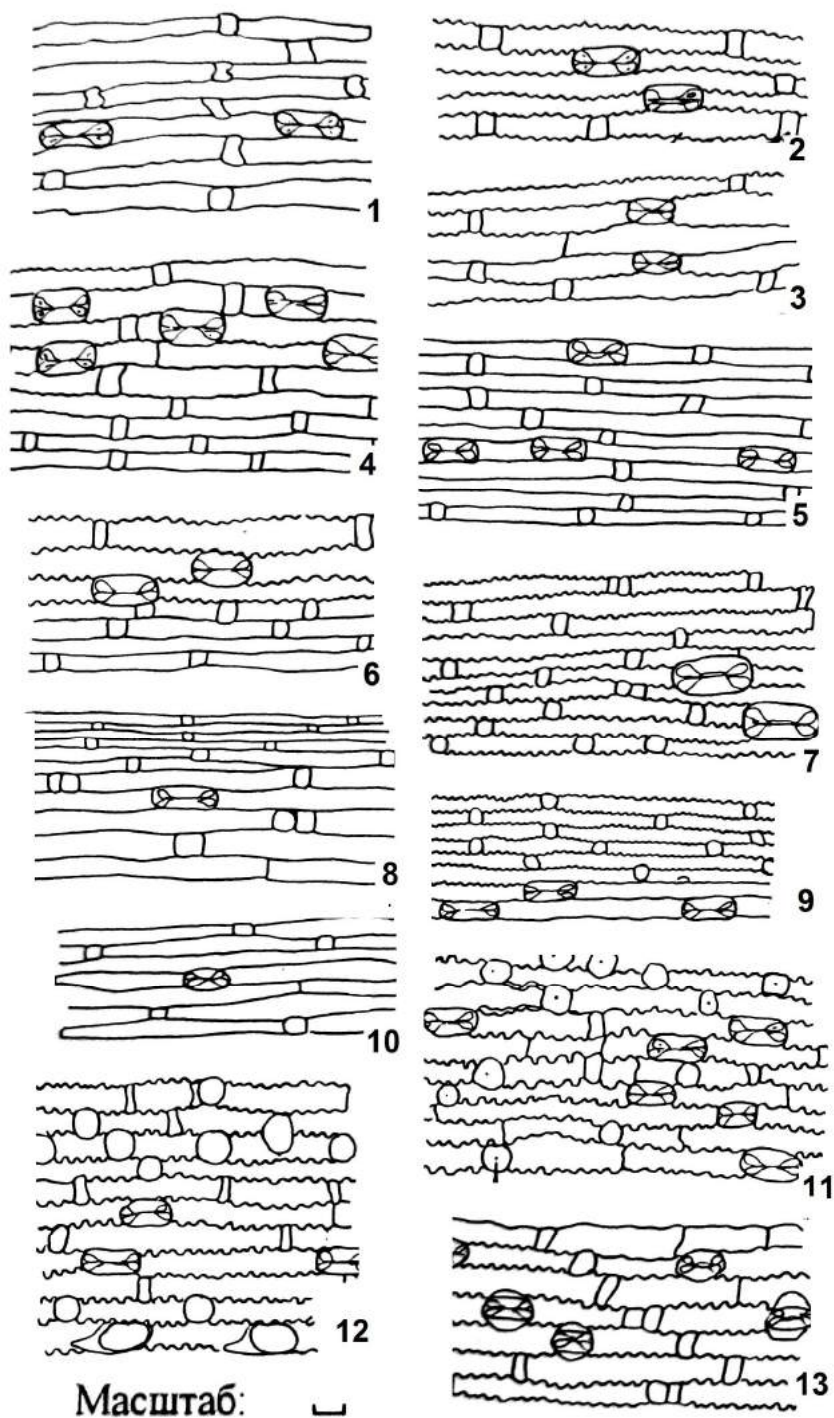


Рис. 2.14. Стеблевая эпидерма:

- 1 – *P. smirnovii*; 2 – *P. arctica*; 3 – *P. bulbosa*; 4 – *P. alpigena*; 5 – *P. pratensis*;
 6 – *P. angustifolia*; 7 – *P. tianshanica*; 8 – *P. ircutica*; 9 – *P. sibirica*;
 10 – *P. supina*; 11 – *P. argunensis*; 12 – *P. reverdattoi*; 13 – *P. glauca*

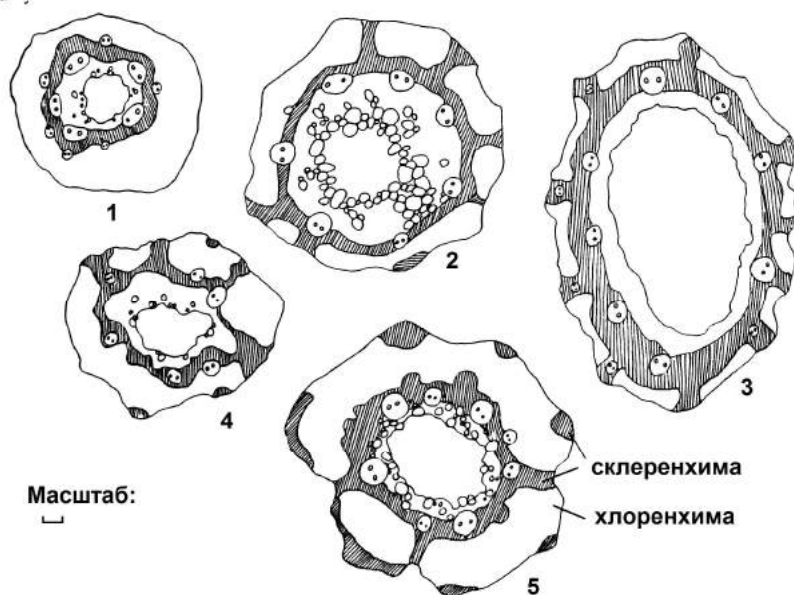


Рис. 2.15. Ось метелки на поперечном срезе:
1 – *P. smirnovii*; 2 – *P. alpigena*; 3 – *P. ircutica*; 4 – *P. reverdattoi*; 5 – *P. glauca*

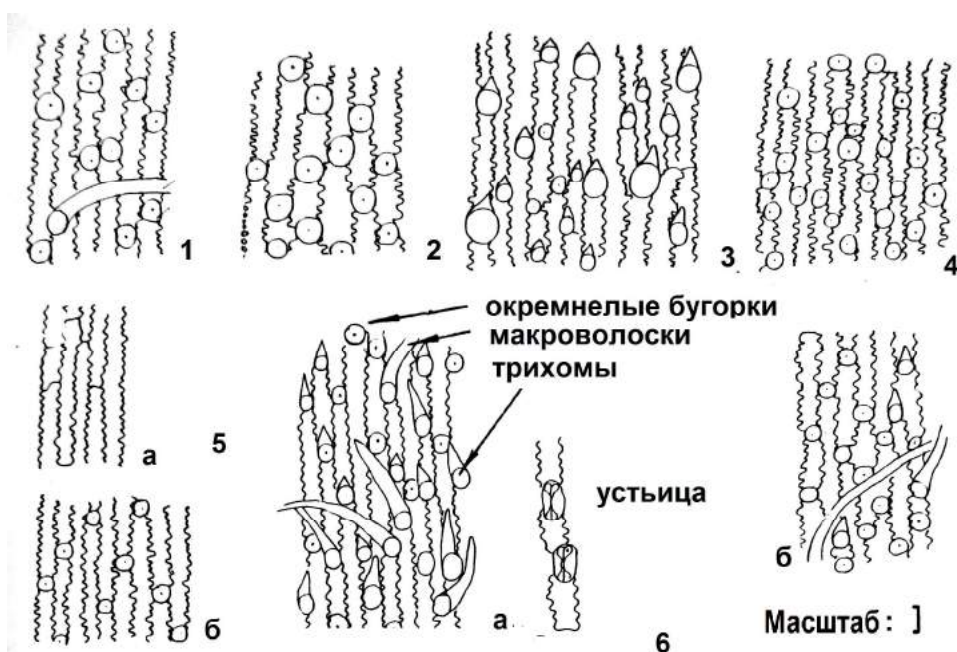


Рис. 2.16. Эпидерма цветковых чешуй:
1 – *P. arctica*; 2 – *P. alpigena*; 3 – *P. raduliformis*; 4 – *P. remota*; 5 – *P. supina*; 6 – *P. glauca*;
1, 2, 3, 5, а, 6, а – верхняя цветковая чешуя; 4, 5, б, 6, б – нижняя цветковая чешуя

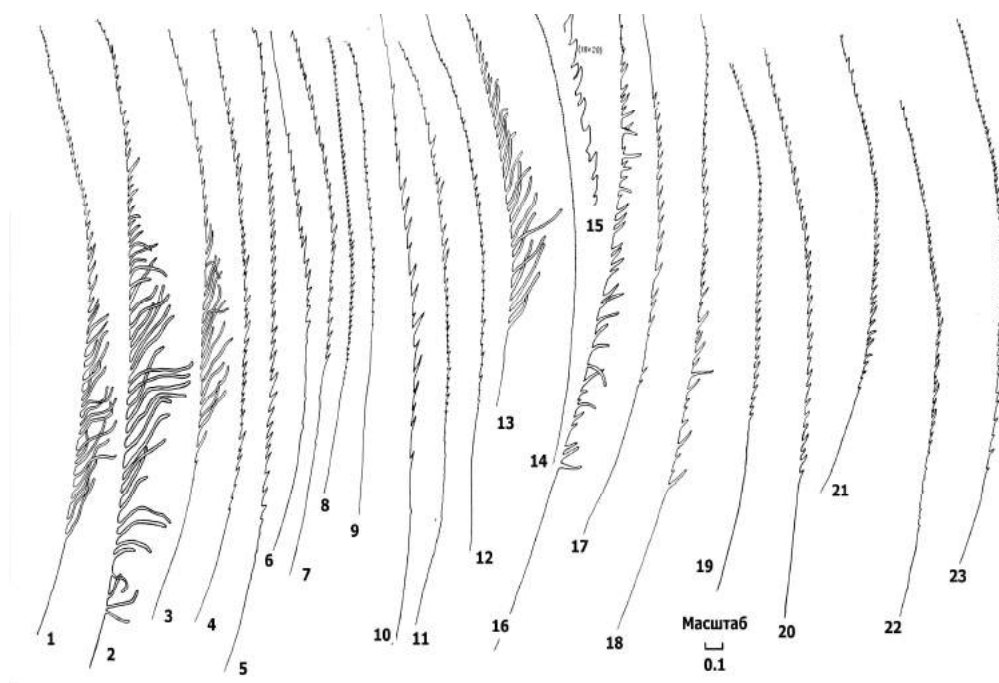


Рис. 2.17. Характер поверхности килей верхних цветковых чешуй:

- 1 – *P. alpina*; 2 – *P. smirnovii*; 3 – *P. arctica*; 4 – *P. pratensis*; 5 – *P. turfosa*; 6 – *P. angustifolia*; 7 – *P. alpigena*; 8 – *P. raduliformis*; 9 – *P. tianshanica*; 10 – *P. ircutica*; 11 – *P. remota*; 12 – *P. sibirica*; 13 – *P. supina*; 14, 15 – *P. trivialis*; 16 – *P. vereczaginii*; 17 – *P. paucispicula*; 18 – *P. abbreviate*; 19 – *P. nemoralis*; 20 – *P. palustris*; 21 – *P. argunensis*; 22 – *P. reverdattoi*; 23 – *P. glauca*

Многие сибирские мятлики, особенно принадлежащие к одной секции, характеризуются специфическим сочетанием анатомических признаков (форма длинных и коротких клеток эпидермы и их сочетание, необычные размеры устьиц, наличие окремелых бугорков, шипиков и волосков на веточках метелки и цветковых чешуях и т.д.). Это позволяет предполагать, что по крайней мере каждая секция характеризуется определенным набором анатомических признаков. При этом заметно, что чем лучше различаются отдельные виды по морфологическим признакам, тем глубже их анатомические различия, чем более изменчив вид морфологически, тем сильнее варьируют и его анатомические признаки. Близкие виды характеризуются сходным анатомическим строением. Следовательно, после изучения большего числа видов и более детального исследования изменчивости анатомических признаков их можно будет использовать для филогенетических построений. Однако исследование сибирского материала показало, что особенности анатомического строения не могут служить для разграничения близких видов мятликов.

2.5. Признаки пыльников и пыльцы

Изучение пыльцевых зерен злаков проводилось многими палинологами (Wodehouse, 1936; Соколовская, 1955; Куприянова, 1948; Эрдтман, 1956), при этом они отмечали довольно однотипное строение пыльцевых зерен, что затрудняло применение палиноморфологического метода для целей систематики.

Л.А. Куприянова (1948) в результате детального изучения пыльцевых зерен одноклассных установила, что, несмотря на однообразие строения пыльцевых зерен злаков, такие признаки, как особенности текстуры экзины, размер и форма проростковой поры, форма оперкула и отклонение от сферической формы пыльца, являются диагностическими. С другой стороны, А.П. Соколовская (1955), изучая пыльцу некоторых арктических злаков, установила, что многие из этих признаков настолько варьируют, что использовать их в систематике злаков можно только с большой осторожностью. Единственный, по ее мнению, более или менее приемлемый признак – размер пыльцевого зерна.

Новые возможности открылись перед систематиками с внедрением в практику исследований сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), позволяющего выявить детали строения, практически не доступные исследованию с помощью светового микроскопа. Благодаря СЭМ были изучены особенности строения экзины, поры и оперкула, а также поверхности пыльников многих злаков, что позволило использовать для систематики новые признаки (Овчинникова, 1990, 1991; Мейер-Меликян, 1996; Олонова, 1998г и др.). Тем не менее, несмотря на широкое внедрение электронной микроскопии в практику ботанических исследований, трудный в таксономическом отношении род мятлик остается все еще очень мало изученным. Поэтому было предпринято предварительное изучение возможности использования признаков строения поверхности пыльников и пыльцы для целей систематики.

Для исследования при помощи светового микроскопа было выбрано 29 видов, относящихся к 13 секциям. Материалы отбирались по методике, рекомендованной Н.Р. Мейер и Н.И. Филиной (1987), из разных частей ареала, и, если вид отличался широкой экологической амплитудой, из разных экологических ниш. Для исследования использовались гербарные материалы, пыльники брались на стадии растрескивания и высыпания пыльцы. Исследования проводились с помощью светового микроскопа «Биолам». Диаметр пыльцы измерялся с помощью окуляр-микрометра. Измерения производились на 14–20 зернах, затем вычислялось среднее значение. При описании поверхности пыльников использовалась терминология, предложенная С.В. Овчинниковой (1991).

Исследования сибирского материала подтвердили, что у большинства видов сибирских мятликов размеры пыльцевых зерен мало различаются и варьируют в довольно широких пределах, хотя выделяются виды с достаточно крупной пылью (*P. arctica*). Наиболее мелкая пыльца была обнаружена у диплоидных *P. pseudoabbreviata* и *P. supina*, что еще раз подтвердило мнение А.П. Соколовской (1955) о том, что полиплоидные растения отличаются более крупными пыльцевыми зернами. Диаметры пор и оперкула достаточно изменчивы в пределах видов; и более устойчивым признаком является величина их соотношения. Наибольшей величины оно достигает у *P. supina* (3.00) и *P. remota* (2.67), а наименьшей – у *P. pratensis* (1.03), *P. alpigena* (1.07) и *P. glauca* (1.08). Ширина ободка у большинства видов колеблется от 0.25 до 0.3 условных единиц (у.е.), с предельными значениями 0.2 (*P. alpigena*) и 0.36 (*P. bulbosa*). У некоторых видов ободок выражен довольно слабо (*P. alpigena*, *P. irtutica*, *P. stepposa*) или практически не выражен (*P. remota*, *P. supina*, *P. argunensis*, *P. paucispicula*).

Выявленная при помощи СЭМ (Jeol, Япония) скульптура поверхности экзины довольно однообразна и у большинства исследованных видов имеет форму тупых бугорков, сгруппированных по 3–6, однако есть и исключения: у *P. bulbosa* и *P. alpigena* бугорки располагаются практически равномерно и обладают заостренной

формой. Почти такая же форма бугорков отмечена и у *P. angustifolia*, *P. pseudoabbreviata* и *P. remota*, причем у последнего вида они заострены наиболее сильно (Олонова, 2000с).

Если по признакам пыльцы трудно установить какие-то закономерности даже на секционном уровне, то по структуре поверхности пыльников они прослеживаются достаточно отчетливо – у видов секции *Stenopoa* (*P. palustris*, *P. nemoralis*, *P. reverdattoi*) поверхность в основном полосатая с анастомозами, а у видов близких секций *Malacanthae* и *Poa* (*P. arctica*, *P. pratensis*, *P. alpigena*) – извилисто-морщинистая. Очень своеобразной структурой отличаются *P. supina* и *P. trivialis*. Поскольку признаки структуры поверхности пыльников не зависят от условий произрастания и не являются адаптивными, они могут оказаться полезными для установления филогенетической близости между внутриродовыми таксонами в роде *Poa* (Олонова, 2000с).

Глава 3

КРИТИЧЕСКИЕ ВИДЫ *POA* L. И ИХ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НА ТЕРРИТОРИИ СИБИРИ

Наиболее важные проблемы систематики, как известно, – это выявление имеющегося биоразнообразия, упорядочение его в виде стройной системы таксонов и, наконец, приведение этих таксонов в систему, наиболее соответствующую ходу естественной эволюции организмов. На данном этапе изучения сибирских мятликов исследование биоразнообразия ограничивается выявлением морфологического разнообразия, без знания которого невозможен следующий шаг – корректное исследование биоразнообразия генетического. Хорошо известно, что, несмотря на несомненные достижения многих исследователей в области изучения сибирских видов *Poa*, проблема видового состава и объема видов этого одного из наиболее сложных в таксономическом отношении родов злаков до сих пор вызывает дискуссии. Разногласия касаются как статуса многих видов, так и нахождения их в Сибири. Появившиеся новые литературные данные, а также результаты собственных исследований требуют осмысления и обобщения. В данной главе делается попытка отразить морфологическое разнообразие сибирской группы, а также объем и границы критических видов.

Aggr. *P. smirnowii* Roshev. Центральный вид агрегата был описан Р.Ю. Рожевицем (1929) из высокогорий Восточного Саяна (Provincia Irkutsk. Ad fontem fl. Tunka. Alt supra 2000 mtr. In arenosis fluviatilibus. 11 VIII 1926. W. Smirnow). Четырьмя годами позже В.В. Ревердатто (1933) описал из высокогорий Западного Саяна морфологически близкий вид *P. mariae* (In montibus Sajanensibus, in trajectu Sur-Daban ad font. fl. Surla. 16 VII 1928. Leg. V. Reverdatto). Р.Ю. Рожевиц (1934) при обработке злаков для «Флоры СССР» принял *P. mariae* в качестве вида, который отнес к ряду *Pratenses*. Однако при этом была допущена некоторая неточность: к ряду *Pratenses* относятся виды с колосками, не превышающими 5 мм длины, и совершенно голыми между жилками нижними цветковыми чешуями. Между тем, согласно протологу, *P. mariae* имеет колоски длиной 5.5 – 7 мм, а нижняя цветковая чешуя в нижней части негусто опушена прижатыми волосками (табл. 3.1). По этим признакам *P. mariae* должна быть отнесена к ряду *Malacanthae*, который здесь рассматривается в секции *Cenisia*.

М.Г. Попов (1957), обрабатывая материалы Западного Саяна для «Флоры Средней Сибири», также отнес этот вид к ряду *Pratenses*. Л.П. Сергиевская (1961), критически пересмотревшая все материалы по *P. mariae*, хранящиеся в Гербарии Томского университета, нашла, что и Р.Ю. Рожевиц, и М.Г. Попов неправильно отнесли этот вид к ряду *Pratenses*, поскольку нижняя цветковая чешуя у *P. mariae* в нижней части опушена. Однако в этом Л.П. Сергиевская усмотрела родство *P. mariae* с *P. alpina*, видом, также имеющим опушенные между жилками нижние цветковые чешуи, но по множеству других признаков существенно отличающимся как от *P. mariae*, так и от *P. smirnowii*. Кроме того, ею была описана *P. alpina* var. *saposhnikovii* Serg., отличающаяся от типовой разновидности отсутствием опушения между жилками нижней цветковой чешуи и ясно выраженным пучком длинных волосков на каллусе нижней цветковой чешуи, а от *P. mariae* – скученными в дерно-

винку стеблями и голой между жилками нижней цветковой чешуей (Сергиевская, 1961). В.В. Ревердатто (1964) при ревизии всех гербарных материалов из Приенисейской Сибири по роду *Poa* пришел к выводу о родстве *P. mariae* и *P. smirnowii*. Оба вида имеют крупные колоски и нижние цветковые чешуи, более или менее опушенные в нижней части. Л.И. Малышев (1965б) при изучении флоры высокогорий Восточного Саяна рассматривал *P. smirnowii* как подвид *P. arctica*, замечая при этом, что этот подвид является южной альпийской расой аркто-альпийского вида *P. arctica*, от которого нечетко отграничен морфологически, будучи связанным с ним промежуточными формами.

Таблица 3.1. Морфологические различия между *Poa smirnowii* и близкими видами (по литературным данным)

Признак	<i>P. smirnowii</i> *	<i>P. mariae</i> **	<i>P. polozhiae</i> ***	<i>P. arctica</i> *
Жизненная форма	Рыхлые дерновины	Побеги одиночные	Рыхлые дерновины	Длинные подземные побеги
Высота растения (см)	25–40	10–25	10–15 (25)	10–30
Длина язычка (мм)	3	2–4	4	Около 2
Длина метелки (см)	5–8	2–5	2–5	3–6
Ширина метелки (см)	3.5–4.5	1.2–2.2	–	
Форма метелки	Пирамидальная или удлинненно-овальная	Овальная с верх направленными веточками	Сжатая	Широко-пирамидальная
Длина колоска (мм)	5–7	5.5–7	–	4–7
Число цветков в колоске	2–4	3–4	3–4	2–4
Характер поверхности нижних цветковых чешуй между жилками	Опушенные	Опушенные	Голые	Густо опушенные
Способность образовывать пролиферирующие колоски	Отмечаются обе формы	Не образует	Образует	Образует

Примечание: * – Р.Ю. Рожевиц, 1929; ** – В.В. Ревердатто, 1933; *** – Н.В. Ревякина, 1996.

Н.Н. Цвелев (1976а) рассматривает *P. mariae* в качестве подвида *P. smirnowii* и относит их к типовой секции, при этом, однако, подразумевается, что у *P. mariae* нет опушения между жилками нижней цветковой чешуи. Н.В. Ревякина, изучая гербарные материалы из приледниковой зоны Алтая и Саян, описала новый высокогорный вид *P. polozhiae* Revjakina, указав в качестве синонима *P. alpina* var. *saposhnikovii* (Ревякина, 1996). Как и Л.П. Сергиевская, она сближает *P. alpina* var. *saposhnikovii* и с *P. mariae*, и с *P. alpina*, указывая в качестве дискриминаторов те же признаки, что и Л.П. Сергиевская, – от первого новый вид отличается голыми между жилками нижними цветковыми чешуями, а от второго – и голыми между жилками нижними цветковыми чешуями и наличием пучка волосков на их каллусе.

Как показала сравнительная таблица признаков, принятых в литературе для разграничения *P. smirnowii*, *P. mariae*, *P. arctica* и *P. polozhiae*, нет ни одного признака, по которым бы эти таксоны, за исключением последнего, удовлетворительно различались.

Исходя из этого, нами было проведено детальное сравнительно-морфологическое исследование. Поскольку ни один из 33 морфологических признаков не

позволял корректно разграничить *P. mariae* и *P. smirnowii*, был использован статистический анализ, который позволил оценить эти признаки и на основании пяти лучших различать западную (*P. mariae*) и восточную (*P. smirnowii*) выборки (Олонова, 1982).

Поскольку опушению нижней цветковой чешуи в этой группе уделяется такое внимание, была исследована частота проявления этого признака на популяционном уровне (в каждой популяции исследовалось от 23 до 45 особей). Исследование изменчивости этого признака в 6 популяциях *P. mariae* (ТК) и 8 популяциях *P. smirnowii* (ТК) показало, что в отдельных популяциях наряду с хорошо опушенными особями отмечались и совершенно лишенные опушения между жилками нижних цветковых чешуй. Так, в популяции № 1, наблюдаемой нами на Алтае (Горно-Алтайская АО, Кош-Агачский р-н, Северо-Чуйский хр., верховья р. Актру) насчитывалось 38 % особей с голыми между жилками чешуйками, 34 % имело слабое опушение или опушение лишь с одной стороны чешуйки и только 28 % особей были нормально опушены. В популяции № 4 (Алтайский гос. заповедник, юго-восточный склон к оз. Джулу-Куль) 10 % особей имело голые между жилками нижние цветковые чешуи, у 24 % опушение было выражено слабо и у 66 % – хорошо (см. рис. 2.2). В популяции, наблюдаемой нами на Сумультинском хр. (№ 3, истоки р. Кадрин) 18 % имело голые между жилками нижние цветковые чешуи, 27 % – слабо опушенные и 55 % – нормально опушенные. В популяциях типовой разновидности также встречались голые и слабо опушенные особи. Так, в популяции № 12 (Южно-Муйский хр.) у 8 % особей нижняя цветковая чешуя была голая, у 42 % – слабо опушенная и только у половины опушена нормально (Олонова, 1998в). Исследование показало, что опушение нижних цветковых чешуй между жилками может варьировать от густого до совсем редкого и даже у отдельных особей исчезать вовсе. Следовательно, у мятликов рода *P. smirnowii* признак опушения нижних цветковых чешуй между жилками не может считаться вполне надежным дискриминатором.

Несмотря на то, что основной отличительный признак *P. polozhiae*, приводимый Н.В. Ревякиной, голые между жилками нижние цветковые чешуи и представляется несущественным, из авторского описания видно, что этот таксон помимо голых между жилками нижних цветковых чешуй отличается и наличием дерновины, и наличием пролиферируемых (живородящих) колосков (см. табл. 3.1). Как уже отмечалось ранее, способность к их образованию наследственно обусловлена и отличает отдельные эколого-географические расы (Цвелев, 1976а), ареалы которых не совпадают с ареалами основных видов. Очевидно, что до выяснения таксономической ситуации с помощью других методов *P. polozhiae* может рассматриваться наряду с *P. mariae* как вид агрегата *P. smirnowii*, но особенности опушения нижней цветковой чешуи представляются при этом совершенно несущественным признаком.

Разновидность *P. mariae* с пролиферируемыми колосками была описана А.С. Ревушкиным с Шапашальского хр. (Ревушкин, 1990) и еще раньше отмечалась им (Ревушкин, 1988). Эта разновидность должна быть включена в число синонимов *P. polozhiae*.

К сожалению, материалов, определенных Л.П. Сергиевской, как *P. alpina* var. *saposhnikovii*, слишком мало для полноценного популяционного исследования, тем не менее их изучение позволило сделать некоторые предположения. Дерновина у них действительно более густая, чем даже у *P. smirnowii*, а по остальным морфологическим признакам и географически они ближе к *P. mariae*.

В северо-восточной части ареала *P. smirnowii* (Якутия) встречаются особи, по своим морфологическим признакам приближающиеся к *P. arctica* (более мелкие, чем это характерно для вида, колоски, более узкие листья), однако эти особенности наблюдаются только на относительно небольшой территории, где форма, соответ-

вующая морфологическому типу *P. smirnowii*, все же преобладает. Возможно, эта популяция, сочетающая признаки двух близких видов, *P. smirnowii* и *P. arctica*, имеет гибридное происхождение, тем не менее эти два вида достаточно дифференцированы и морфологически и географически, что дает полное основание считать *P. smirnowii* самостоятельным видом, хотя и близким к *P. arctica*.

Aggr. *P. arctica* R. Вг. *Poa arctica* на протяжении своего ареала также проявляет значительный полиморфизм. Варьирование этого вида на территории Скандинавии было детально исследовано J. Nannfeldt (1940), выделившим внутри этого вида шесть подвидов. При этом пристальное внимание уделялось особенностям жизненной формы и генеративных органов. Е. Hulten (1942, 1960), исследовавший этот вид на территории Северной Америки, также выделил несколько подвидов, различающихся по характеру жизненной формы, общим размерам растений, преобладающей окраске колосков. Н.Н. Цвелев (1964) отмечает высокий полиморфизм *P. arctica* в арктических районах бывшего СССР, но при этом и невозможность уложить имеющиеся материалы по этому виду в рамки описанных зарубежными ботаниками подвидов.

Наши исследования этого вида на территории Сибири подтвердили высокий полиморфизм *P. arctica*, особенно в его юго-восточной части, где он смыкается с другим близким видом – *P. smirnowii*. Исследования массовых материалов *P. arctica* с Гыданского п-ва, собранных сотрудниками Лаборатории исследования растительного покрова Крайнего Севера (БИН РАН), показали, что этот вид представлен большим количеством морфологически обособленных локальных популяций. Некоторые из них, возможно, имеют гибридное происхождение.

Poa arctica варьирует по общей высоте растения, причем внутривидовая изменчивость может превышать межвидовую (Тазовский п-ов, р. Левая Сидя-Мютя. 3 VIII 1958. Белоусова, Толмачев; LE) или, при небольшой внутривидовой изменчивости, устойчиво превышать характерную для вида среднюю высоту (п-ов Мамонта, окр. мыса Хоноросале, низовья р. Салем-Лекамбтамбда, разнотравно-дриадовая тундра. 4 VIII 1982. О.В. Ребристая, О.В. Хитун; LE). Сильно изменяется длина колосков, она может варьировать от 3 до 6.6 мм в одной популяции (Обская губа, мыс Трехбугорный, песчаное пятно. 3 VIII 1919. Сапожников, Никитина; ТК), а в другой (п-ов Ямал, сред. теч. р. Матюй-Яха, моховой склон Ю-З экспозиции, на суглинке. 8 VIII 1993. О.В. Ребристая; LE) – от 4.9 до 6 мм, в среднем составляя 5.6 мм. Это превышает среднюю величину, характерную для вида в целом, более чем на 1 мм. Как и у многих видов секции *Cenisiae*, к которой относится *P. arctica*, характер опушения нижних цветковых чешуй варьирует от совершенно голых между жилками (Якутская АССР, низовья р. Лены, о-в Тит-Ары, пески по берегу. 7 VII 1956. А.И. Толмачев, Б.Н. Норин, В.С. Штепа и др.; LE) до густоопушенных. Варьирует также и характер поверхности оси колоска, густота метелки, цвет растений и другие признаки, и все они встречаются в самых разнообразных комбинациях. Вследствие такого варьирования некоторые формы *P. arctica*, отличающиеся высоким ростом и крупными колосками, морфологически приближаются к другому арктическому виду – *P. sublanata*, относящемуся, однако, к секции *Poa*. Тем не менее *P. arctica*, даже те ее формы, у которых нижние цветковые чешуи между жилками голые и длина колосков несколько превышает обычную для этого вида, можно хорошо отличить от *P. sublanata* по наличию опушения между киями верхних цветковых чешуй.

Исследование *P. arctica* на территории Сибири, с одной стороны, подтверждает высокое морфологическое разнообразие этого вида, а с другой – невозможность дифференцировать его на более мелкие морфологически устойчивые единицы.

Aggr. *P. pratensis* L. Комплекс видов родства *P. pratensis* является одним из наиболее сложных видовых комплексов мятликов. Предположительно гибридное происхождение и способность к апомиксису расширяют возможности его гибридизации с образованием фертильных гибридов, что повышает полиморфизм как вида в целом, так и составляющих этот вид популяций.

Poa pratensis был описан К. Линнеем (Linneus, 1753) из Европы (in Europae pratis fertillimis). Из-за отсутствия в материалах Линнея достоверных экземпляров *P. pratensis* s. str. Н.Н. Цвелевым были собраны вполне соответствующие современному пониманию *P. pratensis* s. str. экземпляры из Ленинградской области (Ленинградская обл., ж/д разъезд 45 км, бер. р. Мга, разнотравно-злаковый луг. 26.06.96. Н.Н. Цвелев), которые были приняты за типовые (неотип с изонеотипами) при консервации названия *P. pratensis*.

Благодаря исключительному полиморфизму вида, проявляющемуся на протяжении всего его ареала, в течение нескольких веков было предпринято множество попыток выделить из этого вида более мелкие, менее изменчивые по морфологическим признакам единицы (виды и разновидности). Так, G. Hegi (1906) только для Средней Европы приводит помимо типовой 17 разновидностей, из которых две – var. *angustifolia* (L.) Sm. и var. *subcaerulea* Asch. et Graebn. – в настоящее время принимаются многими ботаниками как самостоятельные виды. Помимо беспрецедентного морфологического разнообразия отмечается и большое разнообразие хромосомных чисел, подсчитанных для этого вида в разных районах: $2n = 25-49$ (Akerberg, 1942), 28, 56, 70 (Tischler, 1934; Rohweder, 1937), 38–96 (Juhl, 1952), 53–92 (Nissen, 1950), 68–70, 74 (Clausen et al., 1944), 68, 75, 84, 106 (Grun, 1955), 70 (Соколовская, 1963), 70, 78, 91 (Love A., Love D., 1942), 74, 78, 80 (Skalinska et al., 1957), 42 (Петрова, 1968), 84 (Taylor, Mulligan, 1968), 52, 56, 62, 70 (Соколовская, Пробатова, 1968; Жукова, Петровский, 1975, 1976). У этого вида были также обнаружены В-хромосомы (Jorgensen et al., 1958), свидетельствующие о кариологическом разнообразии вида. Наличие этого типа хромосом, по данным ряда авторов (Jones, 1975; Jones, Rees, 1982), приводит к существенному увеличению экологической пластичности видов. Такое разнообразие хромосомных чисел может свидетельствовать о дифференциации уже на генетическом уровне. Однако прежде чем изучать разнообразие генетическое, следует хотя бы составить представление о разнообразии морфологическом. Разумеется, высокое морфологическое разнообразие *P. pratensis* на территории Сибири не могло не привлечь внимания, но специального изучения варьирования агрегата на такой обширной и малоисследованной территории, как Сибирь, не проводилось. Поскольку этот агрегат очень сложен во многих отношениях, представляется целесообразным сначала рассмотреть его изменчивость как на территории Сибири, так и в европейской части России и прилегающей территории, постараться выявить не только морфологические особенности сибирского материала и его возможные отличия от европейского, но и географические и экологические особенности распространения различных морф, и только после этого рассмотреть отдельные группы критических видов, принадлежащие этому агрегату, на территории Сибири.

Для выявления имеющегося морфологического разнообразия и возможных отличий сибирской группы было проведено статистическое исследование материала на популяционном уровне.

Поскольку вид имеет довольно широкий ареал, встает вопрос о том, отличается ли сибирская раса от европейской по репродуктивным признакам, и, если да, то насколько. Просмотр большого объема гербарных материалов не выявил ярких различий между сибирскими и европейскими материалами, по отдельным признакам достоверных различий между этими группами также установить не удалось –

амплитуды изменчивости всех существенных признаков перекрываются, их средние значения мало различаются. Как известно, в силу особенностей восприятия начавшаяся дивергенция не всегда бывает заметна при визуальном анализе, когда воспринимается изменчивость 4–5 наиболее ярких признаков. Тем не менее наметившееся обособление нередко выявляется с помощью многомерного анализа, способного учитывать изменчивость значительно большего числа признаков. Поэтому для выявления возможной дивергенции была предпринята попытка использования многомерных методов. Поскольку анализ материалов по методу главных компонент также не выявил обособления сибирского материала, для более детального исследования был применен дискриминантный анализ, прямо направленный на выявление разницы между сравниваемыми объектами. Этот анализ используется для выявления взаимоотношений объектов с перекрывающейся изменчивостью. Он позволяет сгруппировать множество объектов, характеризующихся набором скоррелированных входных характеристик, в несколько групп. В результате такой дискриминации в одной группе оказываются объекты, наиболее близкие по своим морфологическим признакам, тогда как межгрупповые отличия устанавливаются максимальными. Максимальный вес при этом получают признаки с наибольшей межгрупповой дисперсией и минимальной внутригрупповой (Афифи, Эйзен, 1982; Леонов, 1990).

Для сравнения в анализ была также введена «эталонная» выборка из той же самой популяции *P. pratensis*, из которой Н.Н. Цвелев отобрал неотип этого вида. Материал был собран в том же пункте и в том же сообществе на другой день после сборов, сделанных Н.Н. Цвелевым.

Проведенный дискриминантный анализ подтвердил ранее полученные результаты и показал, что анализируемые выборки практически представляют собой одну генетальную совокупность, и если сибирская группа и имеет некоторые морфологические отличия (рис. 3.1, А), то они крайне незначительны. Это подтверждается и относительно низким процентом соответствия морфологических групп, полученных в результате переклассификации, заранее заданным географическим параметрам (табл. 3.2).

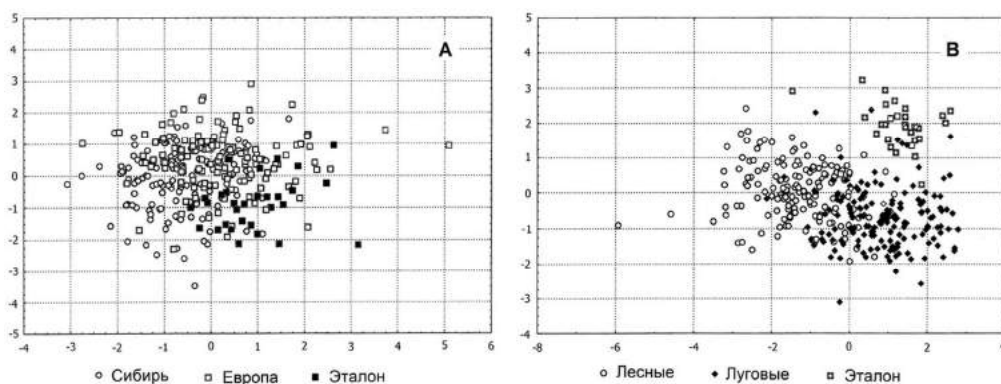


Рис. 3.1. Проекция объектов *Poa pratensis* в осях I (ось абсцисс) и II (ось ординат) канонических переменных, полученных в результате дискриминантного анализа:

А – распределение по местоположению; В – по местообитаниям

Вторым этапом исследования было изучение дифференциации сибирской группы, определение структуры вида по данным морфометрии его популяций и определение меры их сходства, различия и дивергенции путем дискриминантного анализа. Предварительные исследования гербарных материалов показали, что, в отличие от европейской части, где *P. pratensis* приурочен главным образом

к луговым сообществам в Сибири, особенно в Восточной, этот вид нередко встречается в лесах, причем и лесные популяции. похоже, морфологически не представляют собой единого целого.

Таблица 3.2. Результаты дискриминантного анализа выборок сибирских и европейских *Poa pratensis* L. по генеративным признакам

Классификационная матрица					Расстояние между группами (квадрат Махаланобиса)		
Группа	% соответствия	Сибирь	Европа	Эталон	Сибирь	Европа	Эталон
Сибирь	68.10	102	45	3	–	1.02	2.52
Европа	66.45	47	103	5	1.02	–	1.39
Эталон	12.50	9	19	4	2.52	1.39	–
Общее	62.01	158	167	12			

Для проверки гипотезы о существовании морфологических различий между луговыми и лесными представителями вида из разных районов Сибири в целях сравнения было сделано 13 выборок, среди которых было 7 из лесных (1 – Иркутская обл., о-в Ольхон, метеостанция Узур, разреженный лиственный лес; 2 – Иркутская обл., о-в Ольхон, окр. с. Узур, сосновый лес; 3 – Иркутская обл., о-в Ольхон, окр. с. Песчанки, сосновый лес; 4 – Магаданская обл., Ягоднинский р-н, к С от пос. Таскан-Рик, у границы с Якутией, лиственный лес; 5 – Тюменская обл., Березовский р-н, бас. р. Оби, верховья р. Казым, парковый сосновый лес; 6 – Горный Алтай, подножие Семинского перевала, пихтовый лес; 7 – Горный Алтай, Кош-Агачский р-н, верховья р. Актру, лиственный лес) и 6 из луговых популяций (8 – Красноярский кр., Эвенкийский авт. округ, окр. пос. Байкит, злаково-осоковый луг; 9 – Читинская обл., Газимуро-Заводский р-н, окр. курорта Ямкун, луга; 10 – Читинская обл., окр. г. Нерчинска, травянистый склон; 11 – Бурятская АССР, Хэнтэй – Чикойское нагорье, бас. р. Буркала, устье ручья Котыга, луга среди ивняка; 12 – Хакасия, Ширинский р-н, окр. оз. Шунет, злаковая луговина; 13 – Хакасия, Ширинский р-н, окр. оз. Шунет, злаковая степь). Впоследствии выборки № 1, 2 и 3, а также № 12 и 13 по результатам предварительного анализа были объединены как морфологически сходные и, вероятнее всего, принадлежащие к одной популяции. В результате чего в анализ было включено 5 луговых и 5 лесных популяций. Для получения более объективной картины в дискриминантный анализ помимо лесных и луговых популяций для сравнения была включена «эталонная» европейская популяция (собранная в *locus classicus*). Материалом для исследования послужили главным образом собственные сборы автора из Сибири и прилегающей части Дальнего Востока (пограничная с Якутией часть Магаданской обл.), а также серийные материалы, хранящиеся в Гербарии им. П.Н.Крылова (ТК). Популяции были выбраны как обычные, характерные для данных территорий, так и своеобразные, отражающие морфологическое разнообразие вида в данной местности.

Изменчивость анализировалась по 20 морфологическим признакам: V1 – общая высота растения; V2 – длина побега от основания до первого узла; V3 – длина побега от верхнего узла до метелки; V4 – длина влагалища верхнего листа; V5 – длина его пластинки; V6 – ее ширина; V7 – длина язычка верхнего листа; V8 – длина метелки; V9 – ширина метелки (в фазе цветения или плодоношения); V10 – число веточек в ее нижнем ярусе; V11 – длина наибольшей веточки метелки; V12 – число колосков на ней; V13 – число цветков в колоске; V14 – длина колоска; V15 – длина верхней колосковой чешуи; V16 – ее ширина; V17 – длина нижней колосковой че-

шуи; V18 – ее ширина; V19 – длина нижней цветковой чешуи; V20 – ее ширина. Измерения производились с помощью сантиметровой линейки (признаки V1–5, V8, V9, V11) и окуляр-микрометра (признаки V6, V7, V14–20). Вычисление средних величин с их ошибками, а также стандартных отклонений и сравнения по отдельным признакам с использованием параметрических и непараметрических методов сравнения в случаях, когда распределение отличалось от нормального, показало, что по ряду признаков между отдельными популяциями имеются различия, однако какие-то выводы на этом основании сделать очень трудно.

Анализ, проведенный по 20 вышеперечисленным признакам, выявил статистические различия между лесными и луговыми выборками, а также отличие эталонной популяции: соответствие экологических групп морфологическим оказалось довольно высоким (рис. 3.1, В, табл. 3.3). При этом, как и следовало ожидать, «эталонная» популяция, согласно вычисленным расстояниям Махаланобиса, оказалась морфологически значительно ближе к выборке луговых популяций. Классификационная матрица также показала ее близость к выборке из луговых сообществ. Анализ, проведенный только по генеративным признакам, которые, как известно, мало подвержены влиянию условий среды, а обусловлены главным образом генетически, также подтвердил морфологические различия между лесной и луговой группами популяций. Полученные результаты могут свидетельствовать о более глубокой дифференциации между анализируемыми группами, выходящей за пределы модификационной изменчивости, обусловленной различными факторами среды. При этом обычное визуальное сравнение гербарных материалов показало, что и эти выборки по своей структуре не однородны, поэтому придавать им какой-то таксономический статус только на основании иной экологической приуроченности нельзя.

Таблица 3.3. Результаты дискриминантного анализа лесных и луговых сибирских популяций *Poa pratensis* по 20 признакам

Классификационная матрица					Расстояние между группами (квадрат Махаланобиса)		
Группа	% соответствия	Лесные	Эталон	Луговые	Лесные	Эталон	Луговые
Лесные	83.23	129	1	25	–	4.07	2.75
Эталон	74.19	2	23	6	4.07	–	2.53
Луговые	79.79	18	21	154	2.75	2.53	–
Общее	80.74	149	45	185			

Дискриминантный анализ также подтвердил высокую специфичность и обособленность многих популяций (табл. 3.4). Так, в казымской, нерчинской и шунетской популяциях сохранилось 100 %-ное соответствие морфологических групп изначально выделенным географическим, в популяции из верховий Актру – 96 %-ное соответствие, и у эталонной – 93.55 %-ное. Относительно высокая степень обособленности оказалась также у таскан-рикской (85.71 %) и буркалинской (81.82 %) популяций. Самое низкое соответствие – чуть более 73.91 % – оказалось у ямкунской популяции. Наиболее удаленными морфологически от типовой популяции, судя по полученным в результате анализа расстояниям Махаланобиса, оказались популяции из Актру (42.72), Таскан-Рика (40.33), Байкита (34.83) и Нерчинска (31.29). Ближе всего к типовой оказались казымская (17.34), семинская (20.42) и буркалинская (22.68) популяции (табл. 3.5). В данном анализе основной вклад в построение канонических переменных внесли число цветков в колоске, ширина нижней колосковой чешуи и длина верхней цветковой (первая каноническая переменная), высота

растения (вторая каноническая переменная). Отсюда видно, что результаты анализа базируются главным образом на признаках генеративных органов, которым систематики уделяют наибольшее внимание при решении таксономических задач. Две первые канонические переменные охватывают 67 % общей дисперсии.

Полученные данные не выявили связи между ценогической приуроченностью популяций и степенью дифференциации – примерно поровну и лесных и луговых популяций оказалось не только среди наиболее обособленных, но даже среди наиболее отличающихся морфологически от типа.

Таблица 3.4. Классификационная матрица, полученная в результате дискриминантного анализа сибирских популяций *Poa pratensis* L. по 20 признакам

Группа	% соот-ветствия	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	79.69	51	1	1	1	6	0	2	0	0	2	0
2	85.71	0	18	0	0	0	0	2	0	0	0	1
3	93.55	0	0	29	1	0	0	2	0	0	0	1
4	100	0	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0
5	75.00	0	0	0	1	15	0	1	1	0	2	0
6	96.000	0	1	0	0	0	24	0	0	0	0	0
7	81.82	4	0	0	0	0	1	36	1	0	2	0
8	73.91	4	0	0	0	0	0	2	17	0	0	0
9	100	0	0	0	0	0	0	0	0	23	0	0
10	81.82	2	0	0	0	1	0	1	0	0	18	0
11	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50
Общее	87.93	61	20	30	28	22	25	44	19	23	24	52

Условные обозначения: 1 – Ольхон; 2 – Таскан-Рик; 3 – эталон; 4 – Казым; 5 – Семинский; 6 – Актру; 7 – Байкит; 8 – Ямкун; 9 – Нерчинск; 10 – Хэнтэй-Чикой (буркалинская); 11 – Шунет (то же для табл. 3.5).

Таблица 3.5. Расстояния между группами (квадраты Махаланобиса), полученные в результате дискриминантного анализа сибирских популяций *Poa pratensis* по 20 признакам

Группа	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	—	18.29	25.95	23.65	10.04	19.27	8.87	9.81	18.02	6.06	24.35
2	18.29	—	40.33	35.31	26.29	19.77	18.20	25.84	37.31	17.98	39.45
3	25.95	40.33	—	17.34	20.42	42.72	34.83	26.36	31.29	22.68	23.13
4	23.65	35.31	17.34	—	19.55	33.57	40.54	28.08	34.41	29.96	35.27
5	10.04	26.29	20.42	19.55	—	26.16	17.57	19.50	39.35	11.23	29.53
6	19.27	19.77	42.72	33.57	26.16	—	21.10	15.32	41.94	23.26	53.64
7	8.87	18.20	34.83	40.54	17.57	21.10	—	10.47	23.68	8.35	26.94
8	9.81	25.84	26.36	28.08	19.50	15.32	10.47	—	18.15	15.08	33.82
9	18.02	37.31	31.29	34.41	39.35	41.94	23.68	18.15	—	25.41	21.01
10	6.06	17.98	22.68	29.96	11.23	23.26	8.35	15.08	25.41	—	18.44
11	24.35	39.45	23.13	35.27	29.53	53.64	26.94	33.82	21.01	18.44	—

Для более детального выявления морфологической структуры были проведены анализы изменчивости луговой и лесной выборки.

Дискриминантный анализ 5 луговых популяций по 20 признакам показал и их неоднородность и высокую степень дифференциации отдельных популяций и в то

же время их заметное отличие от эталонной (рис. 3.2, А). Наиболее обособленными по результатам этого анализа оказались популяции из Нерчинска и Шунета, у которых и на этот раз было выявлено 100 %-ное соответствие географических групп морфологическим, полученным в результате переклассификации. Высокая степень обособленности обнаружилась также у популяции из Ямкуна (95.65 %) и, по понятным причинам у эталонной популяции (96.77 %). Анализ вычисленных расстояний Махаланобиса показал, что шунетская популяция является и наиболее морфологически удаленной от остальных популяций, но наиболее близкой к эталонной (табл. 3.6). Наиболее близкими между собой оказались популяции из Байкита, Хэнтэй-Чикоя (буркалинская) и Ямкуна. И если две последние популяции расположены относительно близко, на юге Восточной Сибири, байкитская, расположенная в бассейне Подкаменной Тунгуски, удалена от них на значительное расстояние.

Признаками, сыгравшими наиболее существенную роль при разграничении популяций, оказались: высота растения, длина колоска, ширина нижней цветковой чешуи (первая каноническая переменная), длина метелки, длина нижней цветковой чешуи (вторая переменная). Первые две канонические переменные охватывают 76 % общей дисперсии, т. е. большую часть изменчивости исходного материала.

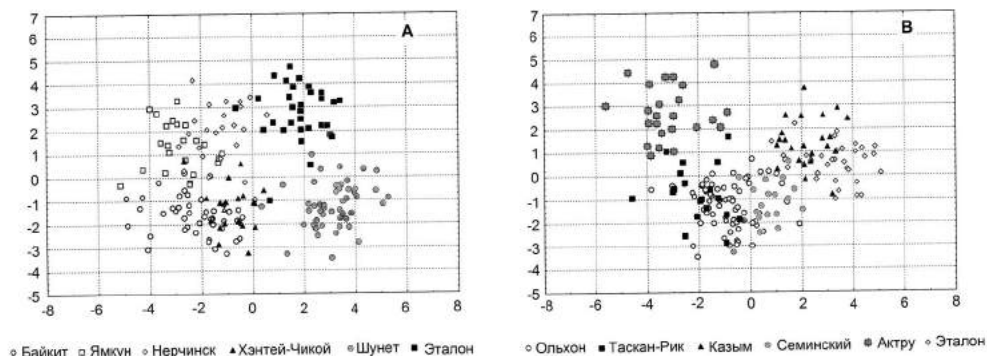


Рис. 3.2. Проекция сибирских объектов *Poa pratensis* из разных ценозов в осях I (ось абсцисс) и II (ось ординат) канонических переменных, полученных в результате дискриминантного анализа:
А – луговые; В – лесные.

Наибольший интерес представляет анализ лесной группы, поскольку леса, особенно хвойные, не совсем обычное местообитание для лугового вида *P. pratensis*. Дискриминантный анализ 5 лесных популяций по 20 признакам также выявил их высокую дифференциацию. На графике (рис. 3.2, В) заметно, что хорошо обособлена популяция из Актру, отдельно располагается также эталонная популяция, к которой примыкает казымская. У казымской популяции и из Актру обнаружилось 100 %-ное соответствие географических групп морфологическим, высокие показатели соответствия (95 %) были выявлены также у таскан-рикской и семинской популяций (табл. 3.7). Популяция из Актру оказалась к тому же и морфологически наиболее отдаленной от остальных, в том числе и от типовой популяции. Расстояния Махаланобиса, показывающие ее сходство с другими популяциями, колеблются от 50.73 (с типовой) до 22.81 (с ольхонской). Наиболее близкими к эталонной оказались популяции казымская (14.88) и семинская (20.26). Важнейшими признаками для разграничения этих популяций стали длина колоска, длина нижней цветковой чешуи, ее ширина (первая каноническая переменная), ширина пластинки верхнего листа, ее длина, длина верхней колосковой чешуи, ширина метелки (вторая переменная). Доля общей дисперсии, охваченной первыми двумя каноническими переменными, составляет 83%.

Таблица 3.6. Результаты дискриминантного анализа луговых сибирских популяций *Poa pratensis* L. по 20 признакам

Классификационная матрица								Расстояние между группами (квадрат Махаланобиса)					
Группа	% соответствия	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
1	90.91	40	0	0	4	0	0	–	13.26	30.54	8.98	32.69	39.34
2	95.65	1	22	0	0	0	0	13.26		17.69	18.34	45.78	3159
3	100	0	0	23	0	0	0	30.54	17.69		34.73	38.13	39.43
4	90.91	1	1	0	20	0	0	8.98	18.34	34.73		24.37	28.81
5	100	0	0	0	0	50	0	32.69	45.78	38.13	24.37		27.01
6	96.77	1	0	0	0	0	30	39.34	3159	39.43	28.81	27.01	
Общ.	95.86	43	23	23	24	50	30						

Условные обозначения: 1 – Байкит; 2 – Ямкун; 3 – Нерчинск; 4 – Хэнтэй-Чикой (буркалинская); 5 – Шунет; 6 – эталон (Ленинградская обл.).

Наблюдения в природе и визуальный анализ гербарного материала подтвердили, что лесная группа *P. pratensis* s. l. в Сибири отличается особым полиморфизмом: в хвойных лесах произрастают как мощные растения, ширина сплюснутых влагалищ нижних листьев у которых достигает 8–10 мм (Горный Алтай, Кош-Агачский р-н, Северо-Чуйский хр., верховья р. Актру, лиственный лес. 5 VII 1988. Олонова М.В., Наумова Е.Г.; ТК), так и исключительно тонкие и нежные, с узкими, не шире 3 мм, листьями (Томская губ., низовья р. Сангильки – прит. Тыма, смешанный хвойный лес. 1 VII 1904. П. Крылов; ТК). Статистические анализы подтвердили высокую степень дифференциации вида в целом и значительную морфологическую обособленность отдельных популяций, а также неоднородность лесной группы популяций. Однако, как известно, математические методы в систематике являются лишь вспомогательными и, чтобы избежать формального суждения, а тем более описания таксонов, следует более детально и по возможности всесторонне изучить наиболее обособленные популяции, представляющие для систематики особый интерес. Такими оказались луговые популяции шунетская и нерчинская и лесные казымская и из Актру.

Таблица 3.7. Результаты дискриминантного анализа лесных сибирских популяций *Poa pratensis* L. по 20 признакам

Классификационная матрица								Расстояние между группами (квадрат Махаланобиса)					
Группа	% соответствия	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
1	87.69	57	2	0	1	5	0	–	16.94	24.99	21.77	10.27	22.81
2	95.00	1	19	0	0	0	0	16.95	–	42.63	35.99	27.26	27.68
3	96.77	0	0	30	1	0	0	24.99	42.63	–	14.88	20.26	50.73
4	100	0	0	0	25	0	0	21.77	35.99	14.88	–	20.38	40.01
5	95.00	0	0	0	1	19	0	10.27	27.26	20.26	20.38	–	35.03
6	100	0	0	0	0	0	25	22.81	27.68	50.73	40.01	35.03	
Общ.	94.09	58	21	30	28	24	25						

Условные обозначения: 1 – Ольхон; 2 – Таскан-Рик; 3 – эталон; 4 – Казым; 5 – Семинский; 6 – Актру.

Изучение трех первых популяций показало, что, несмотря на определенные, иногда сильные отличия, все признаки, как количественные, так и качественные, находятся в пределах варьирования, указываемых большинством авторов для *P. pratensis*. Столь высокое соответствие полученных в результате анализа морфологических групп изначально определенным географическим, по-видимому, можно объяснить невысокой, бросающейся в глаза и при обычном визуальном анализе внутривидовой изменчивостью, которая часто бывает следствием широко распространенного в этом роде и виде апомиксиса. Поскольку существенных морфологических отличий отмечено не было, придавать какой-то таксономический ранг этим популяциям вряд ли целесообразно.

Наибольший интерес представляет лесная популяция из верховий р. Актру, которая помимо высокой обособленности оказалась и наиболее морфологически удаленной от эталонной. Популяция из Актру действительно существенно отличается от привычного мятлика лугового. Она произрастает возле верхней границы леса, бок о бок с *P. sibirica* и внешне приближается к этому виду. Представители *P. pratensis* из Актру – высокие, шероховатые, реже почти гладкие растения со сплюснутыми влагалищами нижних листьев, но, в отличие от *P. raduliformis*, с серовато-соломенными корнями и ползучими подземными побегами. Кроме того, эти растения заметно отличаются величиной колосков и величиной, а главное – формой колосковых чешуй. Длина колоска у них варьирует от 5.1 до 7.2 мм, в среднем составляя 5.9 мм, длина верхней колосковой чешуи изменяется от 3.2 до 4.5, что укладывается в пределы варьирования европейских особей, но значительно превосходит сибирские. По форме они значительно длиннее и уже, чем у обычных *P. pratensis*, и если в европейской части растения с чешуями такой длины и такой ширины встречаются лишь спорадически, в популяции Актру эти признаки находятся в устойчивом сочетании и встречаются у большинства особей популяции. Самое же главное отличие особей этой популяции от типичных *P. pratensis* – очень мелкие, такие же, как у *P. sibirica*, шипики по килям верхней цветковой чешуи.

Похожие образцы были собраны нами в другом районе Алтая в сходных условиях (Горно-Алтайская АО, Усть-Канский р-н, хр. Холзун, истоки р. Хайдун, разнотравно-злаковые редины в субальпийском поясе. 15 VII 1974. Ю.П. Суров, Н.В. Тутубалина, М.В. Иванова; ТК). Таким образом, морфологические отличия популяции из Актру не вызывают сомнений, но для придания ей таксономического статуса требуется дополнительное изучение.

Проведенные исследования дали некоторое представление о морфологическом разнообразии и дифференциации *P. pratensis* на территории Сибири. Следующим шагом должна была стать попытка уложить это разнообразие в таксономические рамки, а именно уточнить, какие виды включает данный агрегат на территории Сибири, и морфологические границы этих видов.

Разумеется, такое высокое морфологическое разнообразие *P. pratensis*, которое отмечается на территории Сибири, не могло остаться незамеченным и заинтересовало многих ботаников. Здесь были отмечены и многочисленные разновидности *P. pratensis* (Крылов, 1928; Ревердатто, 1964; Сергиевская, 1969), отличающиеся высотой, степенью сплюснутости и шероховатости побегов и влагалищ нижних листьев, формой, шириной и опушенностью листовых пластинок, формой метелки, описано и несколько близких к *P. pratensis* видов, ранг которых, впрочем, нередко вызывает разногласия. Поскольку в происхождении многих из них помимо собственно *P. pratensis*, вероятно, принимали участие виды самого разнообразного родства, будет удобнее рассматривать не отдельные критические виды, а целые родственные группы.

Poa maydelii Roshev., *P. urjanchaica* Roshev., *P. subglabriflora* Roshev., *P. angustiglumis* Roshev., *P. raduliformis* Prob. В эту группу входят лесные, относительно крупные и широколиственные виды агрегата. *Poa maydelii* был описан из Иркутской области (местообитание не указано), *P. subglabriflora* – с лугов и лесных полей в Забайкалье, *P. urjanchaica* – с лугов и лесных полей в верховьях Енисея и *P. angustiglumis* – из дальневосточного дубового леса. Все эти виды впоследствии были приведены для территории Сибири (Рожевиц, 1934). М.Г. Попов (1957) также отмечал три последних вида на территории Средней Сибири, указывая на их довольно ограниченное распространение и даже эндемизм *P. subglabriflora*. В.В. Реввердатто (1964), приводя все четыре вида для флоры Красноярского края, также отмечал их редкость. Так, им приводится только два местонахождения *P. urjanchaica* и по одному для остальных трех видов. Л.П. Сергиевская привела для флоры Забайкалья только два из них – *P. subglabriflora* и *P. angustiglumis*. Н.Н. Цвелев (1976а), придерживаясь политипической концепции, перевел все эти виды в синонимы *P. pratensis*, отмечая при этом на территории Сибири два новых лесных вида, близких к *P. pratensis*, описанных Н.С. Пробатовой (1971) с Дальнего Востока – *P. sergievskajae*¹ и *P. raduliformis*. Последний, по предположению Н.С. Пробатовой, имеет гибридное происхождение, и в качестве родительских видов указываются *P. pratensis* и какой-то лесной вид из секции *Homalopoa*. Г.А. Пешкова во «Флоре Центральной Сибири» (1979) приводит *P. subglabriflora* и *P. angustiglumis* в качестве синонимов *P. pratensis*. Во «Флоре Сибири» (Олонова, 1990а) в синонимы переведены уже все четыре описанных Р.Ю. Рожевицем вида, но сохраняется видовой статус *P. raduliformis*.

Поскольку исследования *P. pratensis* на территории Сибири выявили чрезвычайно высокий полиморфизм этого вида, встал вопрос о возможной правомерности восстановления статуса некоторых вышеперечисленных видов. Из приведенных в литературе морфологических характеристик рассматриваемых видов напрашивается вывод, что наиболее важными дискриминаторами являются характер поверхности и форма влагалищ нижних листьев, форма метелки и характеристики колосков и цветков (табл. 3.8). Все остальные признаки в значительной мере трансгрессируют. Для оценки наиболее важных признаков было предпринято изучение их изменчивости на обширной территории бывшего СССР.

Таблица 3.8. Морфологические признаки *Poa pratensis* и близких видов (по данным протоколов и «Флоры СССР»)

Признак	<i>P. pratensis</i>	<i>P. maydelii</i>	<i>P. urjanchaica</i>	<i>P. subglabriflora</i>	<i>P. angustiglumis</i>	<i>P. raduliformis</i>
1	2	3	4	5	6	7
Высота растения (см)	30–90	70–80	45–80	50–80	70–120	35–90
Цвет корней	Беловатые	Беловатые	Беловатые	Беловатые	Беловатые	Оранжевые
Характер поверхности влагалищ нижних листьев	–	Немного шероховатые	Голые, гладкие	Голые, гладкие	Гладкие или немного шероховатые	Коротко- и жесткощетиные
Ширина листьев (мм)	До 4	3.5–5	6	2–3	4–5(7)	(1.5)3–5
Длина язычка (мм)	0.5–2	3–5	До 4	3–4	2–4(5)	2–3.5

¹ Этот вид будет подробно рассмотрен далее, в группе узколистных видов агрегата.

Окончание табл. 3.8

1	2	3	4	5	6	7
Длина метелки (см)	До 20	17–20	8–15	7–13	15–20	8–20
Форма метелки	Продолговатая или пирамидальная	Удлиненно-пирамидальная	Удлиненная	Удлиненная	Удлиненная или пирамидальная	Продолговатая
Длина колоска (мм)	3.5–6	5–7	6–9	5–6	6–8(9)	3.5–6
Число цветков в колоске	2–5	3–6	4–8	4–6	3–5(7)	3–4
Форма колосковых чешуй	Заостренные	Широколанцетные	Одна немного длиннее и шире другой	Одна узколанцетная, другая – ланцетная, трехнервная	Узколанцетные	Ланцетные, с почти прямыми килями
Опушение нижних цветковых чешуй	Среднее	Среднее	Среднее	Очень скудное	Среднее	Слабое

Как известно, поверхность влагалищ нижних листьев у *Poa pratensis* и близких видов бывает различной – совершенно голой и гладкой, с очень мелкими прямыми шипиками (*P. sergievskajae*), с более длинными, загнутыми книзу шипиками *P. raduliformis*) или покрыта волосками (var. *hirtula* Asch. et Graebn., распространенная как в Средней Европе, так и в Западной Сибири). Просмотр гербарных материалов показал, что все эти состояния признака встречаются достаточно часто по всему ареалу изучаемого вида, включая Западную Европу. Чаще всего растения с длинным густым опушением по влагалищам нижних листьев отмечались в сырых местообитаниях – на влажных лугах и болотах. Такая же примерно картина наблюдается и в Сибири, при этом в Восточной Сибири заметно некоторое увеличение числа особей с опушенными влагалищами нижних листьев (см. рис. 2.4). Однако у центрально- и восточноазиатских растений (Монголия, Китай, Япония и Корея), даже у обитающих в относительно сырых местах, преобладают голые влагалища нижних листьев. Тем не менее и там изредка встречаются растения с довольно длинно-опушенными влагалищами (*Mongolia borealis*, Улангом, Circa locus Ubsa. 2.6.1879. Pl. et G.N.Potanin; MW). При этом не отмечается заметной сопряженности опушения влагалищ с другими морфологическими признаками.

Для сравнения частот различных состояний данного признака на разных территориях европейской части России и прилегающих к ней областей было подсчитано процентное содержание особей с теми или иными состояниями признака в выборках, взятых из различных районов (согласно районированию, принятому в LE). Выборки содержали от 67 (Центральный р-он) до 28 (Калининградская обл.) образцов. Такие же подсчеты были сделаны для Сибири. При исследовании различались все четыре вышеперечисленных состояния.

Исследования показали некоторую неоднородность частот данных фенотипов и определенные отличия сибирской группы от европейской (см. рис. 2.4). Так, в Сибири в целом заметно выше доля особей с совершенно голыми влагалищами нижних листьев, их содержание в выборках колеблется от 67 % в Ангара-Саянском районе до 41 % в Енисейском. В европейской части доля данного фена заметно снижается (больше 50 % она только в Калининско-Костромском районе и составляет 61 %), к северо-западу она снижается еще сильнее и в Северо-Украинском районе достигает 17 %, в Закарпатье 15 %, а на Кольском полуострове 11 %. За счет этого повыша-

ется доля особей с влагалищами, покрытыми шипиками или волосками. Если в районах Сибири доля особей с влагалищами, покрытыми мелкими шипиками, колеблется от 11 % (Ангаро-Саянский р-н) до 26 % (Алтайский р-н), в среднем составляя приблизительно 20 %, то в европейской части их частоты в выборках достигают 61 % (Западная Украина) и 51 % (Ленинградский и Беломорский р-ны), не опускаясь ниже 21 % (Канин, Колгуев). В целом частоты этого фена варьируют очень хаотично – от 8 до 16 % в Сибири и от полного отсутствия (Западный лесостепной район) до 26 % (Кольский п-ов) в европейской части.

Фен опушенности влагалищ нижних листьев также имеет достаточно широкое распространение, но в Сибири его частоты выше, причем повышаются они по направлению к северо-востоку, составляя в Енисейском, Лено-Колымском и Даурском районах соответственно 27, 28 и 29 %. В европейской части частоты ниже, но также заметно их повышение к северу от 6 % в Западном и Восточном лесостепных районах до 23 % в Эстонии и Латвии и 37 % на Кольском полуострове.

Таким образом, все четыре названных состояния изучаемого признака не являются чисто сибирскими, а в той или иной мере отмечены на европейской территории России и прилегающих областей, хотя проявление некоторой клинальной изменчивости в данном случае несомненно.

Форма метелки также играет заметную роль в систематике мятликов. Исследования гербарных материалов позволили условно выделить у *P. pratensis* три типа метелки: 1-й – густая пирамидальная метелка с веточками, направленными вверх под углом 45–80°; 2-й – широкая пирамидальная малоколосковая метелка, нередко с поникающими веточками; 3-й – удлинненно-пирамидальная, относительно рыхлая метелка с веточками, направленными вверх под углом 45°. Предварительные исследования показали, что 2-й тип метелки более характерен для Восточной Сибири, в то время как в Западной Сибири и в европейской части он встречается крайне редко. Как в Европе, так и в Сибири наиболее часто встречается 1-й тип метелки, а 3-й тип на этих территориях одинаково редок.

Для более объективного суждения об изменчивости формы метелки и сопряженности этого признака с характеристиками поверхности влагалищ нижних листьев, а также с эколого-географическими условиями совокупность этих признаков, классифицирующая каждую особь, в закодированном виде была нанесена на карту (рис. 3.3). Полученная картина разброса данных позволила заметить, что если в европейской части *P. pratensis* встречается главным образом на лугах различного типа, то в Сибири он нередко произрастает и в лесах. Растения с метелкой 2-го типа действительно чаще встречаются в Восточной Сибири. В целом же обозначенные признаки изменяются довольно хаотично, не образуют устойчивых сочетаний, не наблюдается строгой зависимости их проявления ни от местобитания, ни от географического положения. Нельзя выделить ни одной области, которая бы характеризовалась какой-то только ей свойственной комбинацией состояний признаков.

Генеративные признаки обыкновенно более устойчивы и менее зависят от изменений среды обитания и поэтому представляют для систематики наибольшую ценность. Длина колоска и другие генеративные признаки играют существенную роль в систематике *P. pratensis* s. l. Длина колоска – признак метрический и обладает непрерывной изменчивостью, однако для предварительного анализа удобно было представить его в виде качественного и дискретного, условно разделив на четыре группы: 1-я – от 3 до 4 мм; 2-я – от 4.1 до 5 мм; 3-я – от 5.1 до 6 мм; 4-я – свыше 6 мм. Большинство систематиков приводят длину колосков *P. pratensis* в пределах 3.5 – 6 мм (Рожевиц, 1934; Ревердатто, 1964; Цвелев, 1964; Прокудин, 1977).

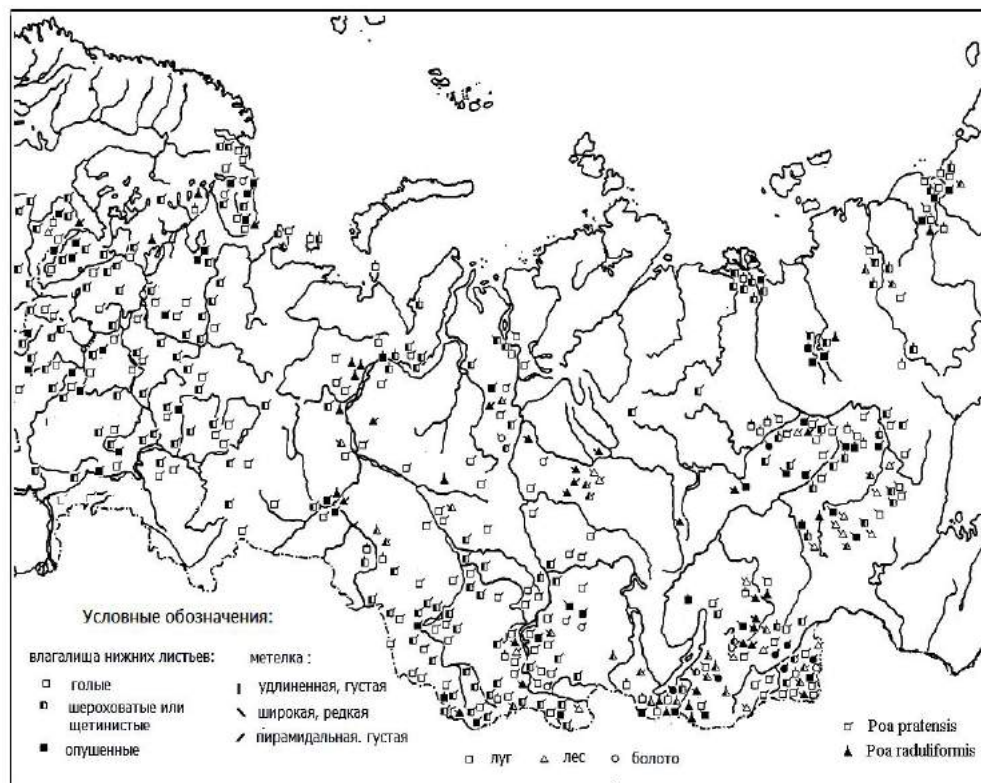


Рис. 3.3. Географическое распространение *Poa pratensis* с различными комбинациями состояний признаков

Исследования изменчивости длины колоска проводились на гербарных материалах, выборки содержали от 67 до 50 особей. На карте видно (рис. 3.4), что во всех районах преобладающей группой является 2-я, включающая особи с колосками от 4.1 до 5 мм. Во всех европейских выборках она составляет более половины (от 68 % в Восточном лесостепном районе до 52 % в Закарпатье), а в Сибири ее доля снижается до 39 % (Лено-Колымский р-н), не превышая 64 % (Ангара-Саянский р-н). В Сибири это происходит за счет увеличения доли особей 1-й группы с более мелкими колосками, концентрация которых варьирует от 39 % в Лено-Колымском районе до 8 % в Алтайском. В европейской части их доля не превышает 28 % (Восточный лесостепной р-н), несколько снижается к западу и в Ленинградском районе встречается очень редко (2 %).

Наибольший интерес представляют особи с колосками, длина которых превышает 6 мм. Главным образом по этому признаку Р.Ю. Рожевицем были описаны такие сибирские виды, как *P. maydelii*, *P. urjanchaica* и *P. angustiglumis*. Однако изучение распространения этого фена показало, что он также встречается по всей исследованной части ареала, хотя в Даурском и Ленинградском районах концентрация особей с длинным колоском заметно увеличена (соответственно 16 и 11%), в то время как в других районах их доля не превышает 3 %. В целом же сравнение суммарных выборок из Сибири и европейской части выявило, что средние величины длин колосков весьма сходны, составляя соответственно 4.78 и 4.68 мм, и различия между выборками по этому признаку (коэффициент Стьюдента) статистически не достоверны.

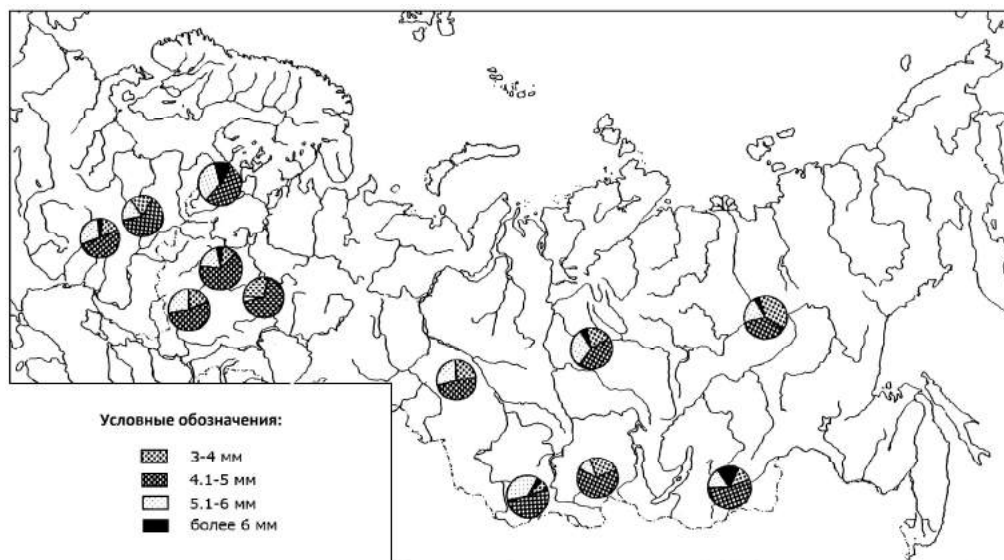


Рис. 3.4. Частоты встречаемости форм *Poa pratensis* с различной длиной колоска

Поскольку экземпляры *P. pratensis*, у которых длина колоска превышает характерные для этого вида 5–6 мм, встречаются достаточно часто, необходимо проверить возможность их принадлежности к *P. maydelii*, *P. subglabriflora*, *P. urjanchaica* и *P. angustiglumis*, для которых тоже характерны крупные колоски, а также уточнить статус и нахождение этих видов на территории Сибири. К сожалению, похоже, что эти виды описаны по единственным сборам, поэтому составить представление об их изменчивости и действительном распространении очень трудно.

Poa urjanchaica (тип: Усинский край и прилежащие части Урянхайских степей. 1907. И. Шульга; LE) – очень мощные растения с толстым стеблем, широкими листьями, уплощенными, шероховатыми от мелких шипиков влагалищами нижних листьев и крупными многоцветковыми колосками. По своему облику они приближаются скорее к *P. raduliformis*, но более мощные, с ползучими побегами и более крупными колосками. Морфологически *P. urjanchaica* очень близка к другому виду – *P. maydelii*, описанному Р.Ю. Рожевицем из Сибири (тип: Koskomda, Sibiria orient., 7–24.VII.1867. G. Maydell; LE). Исследование гербарных материалов показало, что растения, более или менее точно соответствующие описанию и типу, встречаются на территории Сибири довольно редко. Приводящийся для Эвенкийского плато образец *P. maydelii* из фактории Кучумдена (Ревердатто, 1964) имеет явно другое происхождение. Из остальных виденных образцов к *P. maydelii* с уверенностью можно отнести хранящийся в Новосибирске (NS) образец «Тува, Овюрский р-н, хр. Зап. Танну-Ола, пер. Хундургун, выс. 1900 м. Лиственнично-елово-кедровый лес с ерником и зеленомошно-голубичным покровом, обочина дороги. 5 VIII 1976. В. Ханминчун, Д. Шауло». Просмотр типового материала показал, что *P. urjanchaica* и *P. maydelii* очень сходны морфологически и объективно различаются лишь поверхностью влагалищ нижних листьев – у *P. maydelii* они, согласно протологу, шероховатые от мелких вниз направленных шипиков, а у *P. urjanchaica* – голые и гладкие. Также у *P. maydelii* более мелкие колоски, что сближает его с *P. pratensis*. Особи с голыми влагалищами нижних листьев обыкновенно произрастают совместно с имеющими опушенные или покрытые шипиками влагалища.

Таким образом, и *P. urjanchaica*, и *P. maydelii*, по-видимому, принадлежат к одному виду, занимающему промежуточное положение между *P. raduliformis*

и *P. pratensis*. В отличие от *P. pratensis*, приурочен он в основном к лесам. До выяснения действительной структуры, происхождения, родства и статуса этих видов с помощью молекулярно-генетических методов предполагается рассматривать их как единый вид *P. urjanchaica* в составе агрегата *P. pratensis*.

Описанный из Восточной Сибири *P. subglabriflora* объективно отличается от *P. pratensis* только крайне скудным опушением нижней цветковой чешуи. Просмотр гербарных материалов по этому виду показал, что все эти растения, обладая одним общим признаком – слабо развитым опушением нижней цветковой чешуи – обнаруживают довольно сильное морфологическое разнообразие и, вероятнее всего, не связаны общим происхождением, а их сходство по единственному признаку является случайным. Значительная удаленность их друг от друга, относительная редкость и отсутствие определенной экологической приуроченности также подтверждают это соображение. Почти весь материал из восточносибирского отдела гербария им. П.Н. Крылова (ТК), определенный как *P. subglabriflora*, и значительная часть хранящегося под этим названием в других гербариях должны быть отнесены к *P. sergievskajae*, а два листа, содержащие растения с густыми метелками, широколанцетными колосковыми чешуями и розетками толстых прикорневых листьев, морфологически приближаются скорее к *P. tianschanica* (Regel.) Hack. ex O. Fedtsch. (N 175, Забайкальская обл. Нерчинского уезда. По лугам, лесным полянам. 7.1896. Собр. Г.А. Стуков; Нерчинский у., 1896. Стуков; LE). Это подтверждает мнение Н.Н. Цвелева (1976а) о недопустимости выделения *P. subglabriflora* даже в качестве подвида.

Просмотр сибирских материалов по *P. angustiglumis* также выявил сходство этих образцов по единственному признаку – более узким, чем обычно, колосковым чешуям. У исследованной популяции из верховий Актру, у верхней границы лесного пояса, также были обнаружены более узкие, чем обычно, цветковые и колосковые чешуи, однако по другим признакам сходства между ними и *P. angustiglumis* обнаружено не было. Вид этот был описан с Дальнего Востока, но просмотр дальневосточных гербарных материалов позволяет поддержать точку зрения Н.Н. Цвелева (1976а) и Н.С. Пробатовой (1985) о тождестве *P. angustiglumis* и *P. pratensis*.

И, наконец, шестой вид этого родства – *P. raduliformis*, как уже отмечалось, был описан Н.С. Пробатовой с Дальнего Востока. Типичные представители этого вида хорошо отличаются оранжевыми корнями, но, вероятно, благодаря гибридизации оранжевые корни встречаются в Сибири и у не совсем типичных представителей этого вида, больше похожих на другой лесной дальневосточный вид, встречающийся и на территории Сибири – *P. sergievskajae*.

Проведенные исследования позволяют предполагать, что лесная, относительно широколистная группа *P. pratensis* в Сибири складывается по меньшей мере из двух компонентов – основную часть, особенно в Восточной Сибири, составляют растения, представляющие собой переходы между *P. pratensis* и *P. raduliformis*, и популяций *P. pratensis*, попавших под полог леса в результате экспансии. Возможно также нахождение какой-то третьей группы, произошедшей в результате гибридизации *P. pratensis* с видом другой лесной секции либо представляющей собой остатки какого-то древнего вида, поглощенного в настоящее время более активным *P. pratensis*. К этой группе может относиться популяция из Актру и описанный Н.В. Степановым (1994) *P. krasnoborovii* Stepanov.

Вместе с тем сведения о морфологическом разнообразии «широколистных» *P. pratensis* s. l. на территории Сибири не будут полными, если не упомянуть об отдельных находках (Олонова, 2007), представляющих собой существенные отклонения от общепринятого морфологического типа как *P. pratensis*, так и *P. raduliformis*.

(рис. 3.5), но которые за недостаточностью материала пока не могут быть более детально изучены, хотя представляют несомненный интерес для систематики и изучения биоразнообразия этого вида.



Рис. 3.5. Уклоняющиеся от типа формы к *Poa pratensis* (1–5):
А – общий вид; В – побеги возобновления; С – нижняя цветковая чешуя

***Poa tianschanica*, *P. pruinosa* и *P. sabulosa* Roshev.** Другой родственной группой *P. pratensis* является группа родства *P. tianschanica* – *P. pruinosa* и *P. sabulosa*, однако в настоящее время видовой ранг двух последних вызывает разногласия.

Poa pruinosa была описана М.Ф. Коротким из Забайкалья (Забайкальская обл., р-н Еравинских озер, окр. с. Константиновка, на слабо задернованных песках по берегам р. Холой и озерам Барун-Харга и Сынтырь. 4 VII 1912. М. Короткий и др.). В качестве основных отличительных признаков этого вида отмечается наличие мощного воскового налета на листьях и стеблях. Р.Ю. Рожевиц (1934) рассматривал *P. pruinosa* в качестве самостоятельного вида. Того же мнения придерживались М.Г. Попов (1957) и Л.П. Сергиевская (1969). Н.Н. Цвелев (1968), обрабатывая мятлики для сводки «Растения Центральной Азии», объединил под названием *P. pruinosa* такие виды, как *P. sajanensis* Roshev., *P. pamirica* Roshev. ex Ovcz. и *P. alpigena*. В результате дальнейших исследований (Цвелев, 1976а) *P. pruinosa* вместе с *P. sajanensis* и *P. pamirica* были отнесены в качестве синонимов к *P. tianschanica*. Г.А. Пешкова (1979) также рассматривает *P. pruinosa* как синоним *P. tianschanica*. Исследование материалов по *P. pruinosa* в китайском отделе Гербария БИН РАН (LE), US и PE показало, что все они существенно отличаются от забайкальской *P. pruinosa* и действительно должны быть отнесены к *P. tianschanica*.

Изучение байкальских материалов *P. pruinosa*, а также наблюдение популяций этого вида в природе показали следующее: *P. pruinosa* – вид, встречающийся на юге Забайкалья достаточно часто. У него сильно варьируют ширина и форма листьев вегетативных побегов от широких, саблевидно изогнутых до относительно узких и почти прямых, но они всегда имеют густой восковой налет, отчего кажутся голубыми. При этом в большинстве случаев вегетативные побеги сильно сплюснуты при основании. Хотя эти особи имеют некоторое сходство с *P. tianschanica*, морфологически они значительно ближе к *P. pratensis* и, как показали наблюдения, связаны с этим видом переходными формами. Это обстоятельство позволяет рассматривать *P. pruinosa* в рамках агрегата *P. pratensis*.

Еще один спорный вид этого рода – *P. sabulosa* – был описан Н. Турчаниновым из Забайкалья (тип: «In sabulosis ad Baicalem prope Posolskoi, 1829, Turczaninow»; LE!) еще в конце прошлого века (Turczaninow, 1881), однако тип не был опубликован и рассматривался последующими ботаниками как *nomen nudum*. Р.Ю. Рожевиц (1929) относил этот вид к *P. pratensis* в качестве разновидности *var. sabulosa*, отличая ее от типовой короткими, не превышающими 23 см, стеблями, узкими, вдоль сложенными листьями, мелкими, 2–3 мм длины, двухцветковыми колосками. М.Г. Попов (1957) принимал *P. sabulosa* в качестве самостоятельного, хотя и близкого к *P. pratensis* вида. Л.П. Сергиевская (1969), как и Р.Ю. Рожевиц, рассматривала этот вид в качестве разновидности *P. pratensis*. Н.Н. Цвелев (1976а) придает *P. sabulosa* ранг подвида *P. pratensis*, указывая его только для Ангара-Саян и Даурии. Г.А. Пешкова (1979) приводит *P. sabulosa* в качестве синонима *P. pratensis*.

Исследование типовых образцов *P. sabulosa* позволило убедиться в его обособленности от *P. pratensis* и других видов этой группы по ряду устойчивых морфологических признаков. Ввиду очевидности различий между *P. pratensis* и *P. sabulosa* по таким признакам, как высота растения, ширина листовой пластинки верхнего листа, длина метелки, длина колоска, длина и ширина колосковых и нижней цветковой чешуи, статистические сравнения не проводились. Не было также отмечено промежуточных форм между типичными *P. pratensis* и *P. sabulosa*. Все это позволяет принять *P. sabulosa* в качестве самостоятельного вида и до выяснения его статуса с помощью молекулярно-генетических методов рассматривать его в составе агрегата *P. pratensis*.

При обработке обширных материалов по роду *Poa* с территории Горного Алтая и Западной Тувы нами были обнаружены низкорослые, до 20 см длины, мятлики, с дуговидно-восходящими побегами возобновления. Побеги возобновления с узкими, вдоль сложенными листьями, но выходящие не пучками, как у *P. angustifolia*, а по одному. Стебли в нижней части немного сплюснутые, влагалища нижних и верхних листьев голые, верхние замкнуты на 2/5 длины, язычки верхних листьев около 1 мм длины, листовые пластинки обыкновенно вдоль сложенные, 1.5–2 мм шириной. Метелки яйцевидные или пирамидальные 2–4 см длины и 1–2.5 см ширины, с гладкими веточками. Колоски 2–4(5)-цветковые, 4–4.5 мм длины. При длине трехцветкового колоска 4.5 мм длина верхней колосковой чешуи составляет 2.8 мм, ее ширина – 0.85 мм; длина нижней колосковой чешуи 2.3 мм, ширина – 0.45 мм; нижняя цветковая чешуя 3 мм длины и 0.9 мм ширины. Нижние цветковые чешуи обильно опушены по килю и краевым жилкам. Верхняя цветковая чешуя по киям на 3/4 усажена шипиками, достигающими 0.05 мм.

Популяции таких растений встречаются в Юго-Восточном Алтае и в степях Тувы, приурочены обыкновенно, как и *P. sabulosa*, к слегка засоленным местообитаниям, однако хорошо отличаются от них более мезоморфным обликом, более нежными листьями и относительно крупными колосками, длина которых у большинства осо-

бей колеблется в пределах 4–4.5 мм. Морфологически они ближе к *P. pratensis*, в то время как *P. sabulosa* обнаруживает большее сходство с *P. tianschanica*.

При обработке мятликов для «Флоры Сибири» эти популяции за некоторое внешнее сходство и общность местообитаний были отнесены к *P. sabulosa* (Олонова, 1990а). Дальнейшее изучение варьирования размеров колосков в исследованных популяциях показало их низкую изменчивость и устойчивое отличие от *P. sabulosa*. Морфологические и экологические отличия от *P. pratensis*, в том числе и от var. *humilis*, также очевидны, не было отмечено никаких переходных форм между этими популяциями и типичным *P. pratensis*. Наличие устойчивых морфологических отличий и от *P. pratensis* и от *P. sabulosa*, изоляция от *P. sabulosa* и, очень возможно, независимое происхождение от родственных предков позволяют относить алтайские популяции к самостоятельному виду *P. kuraica* Olonova (Олонова, 2000а) в рамках агрегата *P. pratensis*.

Помимо вышеназванных видов в литературе упоминается *P. grisea* Korotky, описанный М. Коротким с территории Восточной Сибири, однако пока не удалось ознакомиться ни с авторским диагнозом этого вида, ни с типовым материалом. Н.Н. Цвелев (1976а) пишет, что тип этого вида в настоящее время утерян и относит его вместе с *P. pruinosa* к синонимам *P. tianschanica*.

Poa angustifolia, *P. sergievskajae* и *P. turfosa* вероятнее всего произошли от *P. pratensis* s. str. в результате освоения последним совершенно разных экологических ниш: степей, лесов и моховых болот. Казалось бы, адаптации к столь разным условиям существования должны были привести к образованию очень различающихся морфотипов. Тем не менее и для видов этой группы стало необходимым сравнительно-морфологическое исследование. Неоднозначный статус этих видов и тесная связь с *P. pratensis* s. str. потребовали, с одной стороны, оценки признаков для разграничения этих видов, а с другой – выявления зависимости этих признаков от условий произрастания.

Poa angustifolia был описан К. Линнеем (Linneus, 1753) из Европы (In Europa ad agrorum versuras), однако уже в 1800 г. во «Флоре Британии» рассматривалась в качестве узколистной разновидности *P. pratensis* (Smith, 1800). П.Н. Крылов (1928) не принимал этого вида, считая его разновидностью *P. pratensis*. Р.Ю. Рожевиц (1934) приводил *P. angustifolia* в качестве самостоятельного вида, отличая его от *P. pratensis* узкими, щетиновидно закрученными листьями. Помимо этого он различал в данной группе еще два близких вида – *P. setacea* Hoffm. и *P. strigosa* Hoffm. Первый из них отличается от типичного *P. angustifolia* очень длинными, значительно превышающими половину стебля, щетиновидно скрученными прикорневыми листьями. *Poa strigosa*, наоборот, имеет короткие, но также щетиновидно скрученные прикорневые листья, не превышающие половину стебля и безлистную верхнюю часть побега. Р.Ю. Рожевиц приводил их в качестве видов, но указывал, что, поскольку они не имеют обособленных ареалов и иногда встречаются переходные формы между ними и типичной *P. angustifolia*, вопрос об их видовой самостоятельности нуждается в дальнейшем изучении. В.В. Реввердатто (1964) и Л.П. Сергиевская (1969) на основе исследования сибирских материалов не принимали в статусе видов ни *P. setacea*, ни *P. strigosa*, относя их к числу разновидностей *P. angustifolia*. Однако видовой статус и самой *P. angustifolia* до сих пор весьма проблематичен. А. Melderis (1949) отмечал, что, несмотря на то, что в ряде флор *P. angustifolia* принимается как самостоятельный вид, между ним и *P. pratensis* нет ни ясных морфологических, ни географических различий, поэтому *P. angustifolia* может рассматриваться только в ранге разновидности. N.L. Bor (1952, 1970), П.Н. Овчинников и А.П. Чукавина (1957), J. Edmondson (1980), Т.А. Сопе (1982) и Н.С. Пробатова (1985) трактуют *P. angustifolia* как вид. Тем не менее J. Edmondson (1980) во «Flora Eu-

гораеа» указывает, что границы видов, принадлежащих к группе *P. pratensis* (*P. angustifolia* в их числе), трудноопределимы. И, наконец, Н.Н. Цвелев, как сторонник политипической концепции, считает более правильным рассматривать *P. angustifolia* в качестве подвида *P. pratensis*, отмечая, однако, что этот подвид более обособлен, чем другие подвиды того же вида. При этом основным различием этих таксонов, по мнению Н.Н. Цвелева (1964), является не форма листовых пластинок (относительно широкие и плоские у одного и узкие, щетиновидные, вдоль сложенные у другого), а способ роста (жизненная форма) в виде небольших, но очень густых пучков побегов, соединенных длинным корневищем (табл. 3.9). При этом надо отметить, что *P. angustifolia* нередко выступает доминантом и содоминантом лугово-степных и степных растительных сообществ и снижение его таксономического статуса вызывает резкие возражения геоботаников.

Помимо *P. angustifolia* узкими, до 1 мм, листьями вегетативных побегов отличаются еще два вида агрегата *P. pratensis* – *P. turfosa* и *P. sergievskajae*.

Poa turfosa, являющийся болотной экологической расой, был описан Д.И. Литвиновым (1922) из европейской части России (г. Меленки, Владимирской обл., моховое болото в долине р. Унжи. 5 VI 1914. № 5204. М.И. Назаров; LE!). В качестве основных отличительных признаков этого вида указываются сплюснутые при основании одиночные стебли, узкие листовые пластинки побегов возобновления и пирамидальная метелка (Литвинов, 1922). П.А. Смирнов (1958) и Ю.Н. Прокудин (1977), также признающие видовую самостоятельность *P. turfosa*, в качестве его видового отличия отмечали отсутствие плотных дерновин и иной характер метелки. Характернейшей чертой *P. turfosa* П.А. Смирнов считал то, что этот вид развивает только невлагалищные побеги и конечная точка ползучего побега образует на поверхности субстрата единственный укороченный вегетативный побег, а не 2–3, как *P. angustifolia* (см. табл. 3.9). Ю.Н. Прокудин (1977) отмечает также рыхлую метелку с колосками на концах веточек и темно-красный цвет нижних цветковых чешуй. *Poa turfosa* приводился автором даже для Даурии, и были высказаны предположения, что его ареал выходит далеко за пределы Средней Европы. Р.Ю. Рожевиц (1934) отмечал его для моховых болот северо-западных районов России, а В.В. Ревердатто (1950) – в окрестностях г. Томска и на р. Таз, указывая, что этот вид, спорадически встречающийся на моховых болотах и заторфованных лугах, имеет, по-видимому, достаточно широкий ареал и при определении часто смешивается с некоторыми разновидностями *P. pratensis* и *P. trivialis*. Этот вид приводился также для Украины Ю.Н. Прокудиным (1977) и для Сибири – М.Г. Поповым (1957) и Л.П. Сергиевской (1969). Впоследствии этот вид был низведен Н.Н. Цвелевым (1976а) в синонимы *P. pratensis* s. str. В этом же качестве рассматривал его во «Флоре Европы» J. Edmondson (1980). Надо отметить, что никто из авторов «Флор» не указывает торфяные болота как места произрастания *P. pratensis*.

Poa sergievskajae – преимущественно лесной вид, был описан Н.С. Пробатовой (1968) с Амуро-Зейского плато. От *P. pratensis* автор отличает его по длинным и узким листьям вегетативных побегов, шероховатым влагалищам нижних листьев, светло-зеленым листьям и очень тонким беловатым или оранжевым корневищам (табл. 3.9). Н.Н. Цвелев (1974б, 1976а) и R.J. Soreng (Zhu et. al., 2006) считают границы между *P. pratensis* и *P. sergievskajae* настолько размытыми, что не видят оснований сохранять видовой статус последнего, рассматривая его в качестве подвида политипического вида *P. pratensis* s. l. Во «Флоре Центральной Сибири» (Пешкова, 1979) и «Флоре Сибири» (Олонова, 1990а) за *P. sergievskajae* сохраняется видовой статус и указываются ее новые местонахождения.

Таблица 3.9. Морфологические признаки и эколого-ценотическая приуроченность *Poa pratensis*, *P. angustifolia*, *P. sergievskajae*¹ и *P. turfosa* (по: Литвинов, 1922; Цвелев, 1976а; Пробатова, 1985)

Признак	<i>P. angustifolia</i>	<i>P. pratensis</i>	<i>P. sergievskajae</i>	<i>P. turfosa</i>
Поверхность влагалищ нижних листьев	Голая и гладкая, реже коротко-волосистая, но тогда листья широкие и плоские		Более или менее шероховатая от очень коротких волосков	Шероховатая
Форма листовых пластинок вегетативных побегов	Щетиновидно вдоль сложенные	Плоские	Вдоль сложенные и довольно жесткие	Узкие, нитевидные
Ширина листовых пластинок вегетативных побегов (мм)	0.4–1	1.2–5	0.4–0.7	–
Длина нижних цветковых чешуй (мм)	2.5–3	3–4.5	2.8–3.5	3.5
Эколого-ценотическая приуроченность	Сухие луга, пески и галечники, лесные поляны, иногда на полях, у дорог, в населенных пунктах	Луга, лесные поляны, приречные пески и галечники, разреженные леса, среди кустарников, нередко также у дорог, в населенных пунктах	Березовые, еловые и лиственные леса, приречные галечники, окраины болот	Моховые болота
Характер возобновления	Побеги собраны по несколько густыми пучками и обычно одеты чехлом из влагалищ отмерших листьев	Побеги обычно одиночные, реже более или менее сближенные, но не образующие густых пучков		Побеги всегда одиночные

Как показал анализ литературы (табл. 3.9), все три вида морфологически сходны и между собой, отличаясь от *P. pratensis* s. str. в основном узкими, до 1 мм, листовыми пластинками побегов возобновления. Между собой эти виды различаются главным образом по признакам жизненной формы (характеру возобновления). Эти признаки – характер возобновления и ширина листовых пластинок – в первую очередь реагируют на изменения условий произрастания и являются адаптивными, но, закрепляясь на генетическом уровне, эти изменения носят уже эволюционный характер. Исследования генетической дивергенции требуют использования молекулярно-генетических методов и выходят за рамки данной работы. Для того чтобы оценить возможность использования признаков характера возобновления и ширины листовых пластинок для выявления статуса и границ вышеперечисленных видов, следует выяснить, насколько они связаны между собой и насколько зависят от окружающей среды.

Как уже отмечалось ранее (в гл. 2), признаки жизненной формы имеют важное адаптивное значение и являются результатом реакции на воздействие всего комплекса экологических факторов. В связи с этим было предпринято исследование, направленное на поиск возможных различий между вышеназванными видами по признакам жизненной формы.

¹ Н.Н. Цвелев трактует *P. angustifolia* и *P. sergievskajae* как подвиды *P. pratensis*.

К настоящему времени накоплены немалые данные, касающиеся жизненной формы как мятликов в целом (Серебрякова, 1974, 1987 и др.), так и *P. pratensis* s. l. в частности (Серебрякова, 1969; Кравцов, 1975; Заугольнова, Михайлова, 1986 и др.). Детальные исследования этих авторов включали тщательное изучение побегообразования, особенностей ветвления и кушения мятликов, изменения, происходящие в онтогенезе. Несмотря на то, что тип побегов возобновления обыкновенно считается постоянным видовым признаком, Т.И. Серебрякова (1969) отмечала у фестукоидных злаков, к которым относится и *P. pratensis*, смешанное возобновление, когда даже один и тот же куст формирует оба типа побегов, однако с количественным преобладанием какого-то одного типа. Т.И. Серебрякова (1969) отмечала, что у *P. pratensis* длинные корневища образуются экстравагинально, а компактные кустики (парциальные кусты) на концах корневищ состоят из интравагинальных побегов, возникших в пазухах зеленых листьев. Каждый новый куст образуется в зоне кушения плагиотропного побега при выходе его на поверхность. Плагиотропный побег, в свою очередь, образуется из почек возобновления в базальной части ортотропного побега в кусте предыдущего порядка (Заугольнова, Михайлова, 1986).

В.Н. Егорова (2000), исследовавшая жизненную форму *P. pratensis* s. str., отмечает, что на один парциальный куст в зависимости от уровня жизненности особи может приходиться от 3–4 до 1 побега, а жизненная форма может изменяться от плотнодерновинно-корневищной до длиннокорневищной. Л.Б. Заугольнова и Н.Ф. Михайлова (1986) отмечают, что в парциальном кусте *P. angustifolia* насчитывается 3–5 побегов. В зоне кушения однолетнего ортотропного вегетативного побега формируется до 5–6 пазушных почек. Из верхних образуется 2–4 ортотропных интравагинальных побега, а из нижних – 1–3 плагиотропных побега. Н.Н. Цвелев (1976а), используя признаки жизненной формы в определительном ключе, указывает для subsp. *pratensis* и subsp. *sergievskajae* преимущественно одиночные побеги, реже – более или менее сближенные, но не образующие густых пучков, в то время как у subsp. *angustifolia* они собраны по нескольку в густые пучки, одетые чехлами из влагалищ отмерших листьев. Таким образом, различия между этими таксонами по характеру возобновления также не имеют резких границ и сводятся к числу интравагинальных побегов в кусте, которое к тому же сильно зависит от жизненности особи.

Поскольку *P. pratensis*, *P. angustifolia*, *P. sergievskajae* и *P. turfosa* считаются различными экологическими расами – соответственно луговой, степной, лесной и болотной (Сергиевская, 1961; Цвелев, 1974а; Пробатова, 1985), у них должно быть существенное расхождение по фактору увлажнения, который определяется по методу стандартных экологических шкал Раменского (1956). Как известно, шкала увлажнения по Раменскому содержит 120 ступеней, охватывая весь возможный диапазон, где каждый вид имеет свои параметры: минимальное, оптимальное и максимально переносимое увлажнение. К сожалению, в литературе удалось найти данные только по первым двум видам. Так, по данным Л.Г. Раменского, полученным для средней полосы России, *P. pratensis* обитает в диапазоне от 50 до 96 ступени, в то время как *P. angustifolia* – от 29 до 87. Видно, что диапазон *P. angustifolia* шире, чем *P. pratensis*. По засухоустойчивости он значительно, с разницей в 21 балл, превосходит *P. pratensis*, в то время как предельно допустимое увлажнение для *P. pratensis* всего на 9 ступеней выше, чем у *P. angustifolia*. Вместе с тем оптимальное значение увлажнения *P. pratensis* превышает *P. angustifolia* всего на 4 балла.

По данным В.П. Селедца (1982), полученным для Дальнего Востока, диапазоны по увлажнению у *P. angustifolia* и *P. pratensis* равны, но у последнего он смещен вправо на 4 ступени, в то время как оптимальное значение – на целых 13 ступеней. Е.П. Прокопьев (1990), исследовавший *P. pratensis* s. l. в пойме Иртыша, также от-

мечает сдвиг оптимума *P. pratensis* s. str. в сторону большего увлажнения, но только на 6 баллов. Вместе с тем диапазон увлажнения *P. pratensis* s. str. много уже, чем *P. angustifolia*, и полностью укладывается в рамки последнего (соответственно 57–85 и 42–90). При этом максимальное увлажнение для *P. angustifolia* на 5 баллов выше, чем для *P. pratensis*. Еще более неожиданные данные получили Г.Д. Дымина и Э.А. Ершова (2001). Согласно их данным, при высоком обилии оптимум *P. angustifolia* по увлажнению превышает таковой *P. pratensis* на 7 баллов. Похожие результаты получили А.Ю. Королук и М.М. Черосов для Сибири (Королук и др., 2005; Королук, 2006): по их данным оптимум *P. pratensis* составляет 59 баллов, а *P. angustifolia* – 61.5, т.е. у последнего также превышает на 2.5 балла. Е.П. Прокопьев (1990) пояснил, что такое оказалось возможным благодаря тому, что под *P. angustifolia* подразумевались все узколистные формы *P. pratensis* s. l. Это позволяет предположить, что хотя ширина листьев в целом и является адаптивным признаком, в данном случае она, возможно, не зависит от увлажнения и узкие, до 1 мм, листья одинаково характерны и для степной, и для лесной, и для болотной расы.

Для того чтобы выяснить, насколько взаимосвязаны такие признаки, как ширина листовых пластинок побегов возобновления и количество побегов в парциальном кусте, и как они изменяются в разных экологических условиях, были предприняты специальные исследования *P. pratensis* s. l. Поскольку признаки жизненной формы изменяются в онтогенезе более существенно, чем морфологические, это затрудняет их использование в систематике. Поэтому для оценки их изменчивости были предприняты исследования на популяционном уровне.

В конце июля – начале августа было обследовано 11 преимущественно западно-сибирских популяций *P. pratensis* s. l., произрастающих в разных сообществах (табл. 3.10):

Таблица 3.10. Исследованные *Poa pratensis* (n – размер выборки)

№ популяции	Местонахождение	Местообитание	n
1	Томская обл., окр. пос. Лоскутово	Разнотравный березовый лес	25
2	Южные окр. г. Томска, пос. Аникино	Березовый лес	23
3	г. Томск, берег Университетского озера	Разнотравно-злаковая лужайка среди зарослей ивы	25
4	г. Томск, южная окраина	Березовый лес и разнотравно-злаковые поляны	23
5	г. Томск, берег р. Ушайки	Сырой заливной луг	25
6	Хакасия, окр. озера Беле	Злаковая степь	20
7	Хакасия, окр. озера Иткуль	Злаковая степь	17
8	Хакасия, окр. озера Шира	Злаковая степь	21
9	Томская обл., Кожевниковский р-н, пойма р. Оби	Гипновое болото	23
10	Томская обл., Обь-Томское междуречье, 15 км к ЮЗ от оз. Кирек	Сфагновое болото	10
11	Красноярский кр., Назаровско-Минусинская впадина	Переувлажненный луг в западине	18
12	Locus classicus, Ленинградская обл.	Луг	25

В каждой популяции было исследовано от 10 до 25 особей. Также для сравнения использовались 25 особей *P. pratensis* из locus classicus неотипа и 175 листов *P. pratensis* s. l., собранных на территории Сибири, Центральной Европы и Америки, любезно присланных проф. J. Danihelka (Брно).

В популяции 1 было исследовано 18 особей *P. pratensis* s. l. В целом это довольно высокие растения с побегами возобновления, превышающими длину генеративных побегов. Стеблевые листья генеративных побегов короткие, широкие, заканчивающиеся характерной для *P. pratensis* «лодочкой». Листья побегов возобновления – узкие, вдоль свернутые, длиной 50 (75) см. Возобновление смешанное, наряду с интравагинальными ортотропными отмечаются плагиотропные побеги (рис. 3.6). При этом число побегов возобновления в кусте может варьировать от 1 до 4.

Исследование популяции 2 в окр. с. Аникино показало полное отсутствие *P. pratensis* s. l. среди разнотравья в березовом лесу. Все обнаруженные особи произрастали или в приствольных повышениях вместе с *Festuca rubra* L., или на приподнятых участках с нарушенным травостоем возле муравейников и канавы. Побеги возобновления обыкновенно собраны по 2–4 при генеративных побегах и на концах подземных плагиотропных побегов, хотя встречаются и одиночные. Листья побегов возобновления (вегетативных побегов) длинные и узкие, вдоль сложенные. Растения с совершенно плоскими листьями вегетативных побегов были обнаружены только вдоль тропинки среди разнотравного луга вместе с *Geranium pratense* L., *Dactylis glomerata* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Arctium tomentosum* Mill. Причем среди них были экземпляры как с относительно широкими (2,5–3 мм) листьями, так и с довольно узкими (до 2 мм). Многие «широколистные» особи действительно образуют при генеративных побегах большое количество вегетативных, как интравагинальных, ортотропных, так и экстравагинальных плагиотропных.

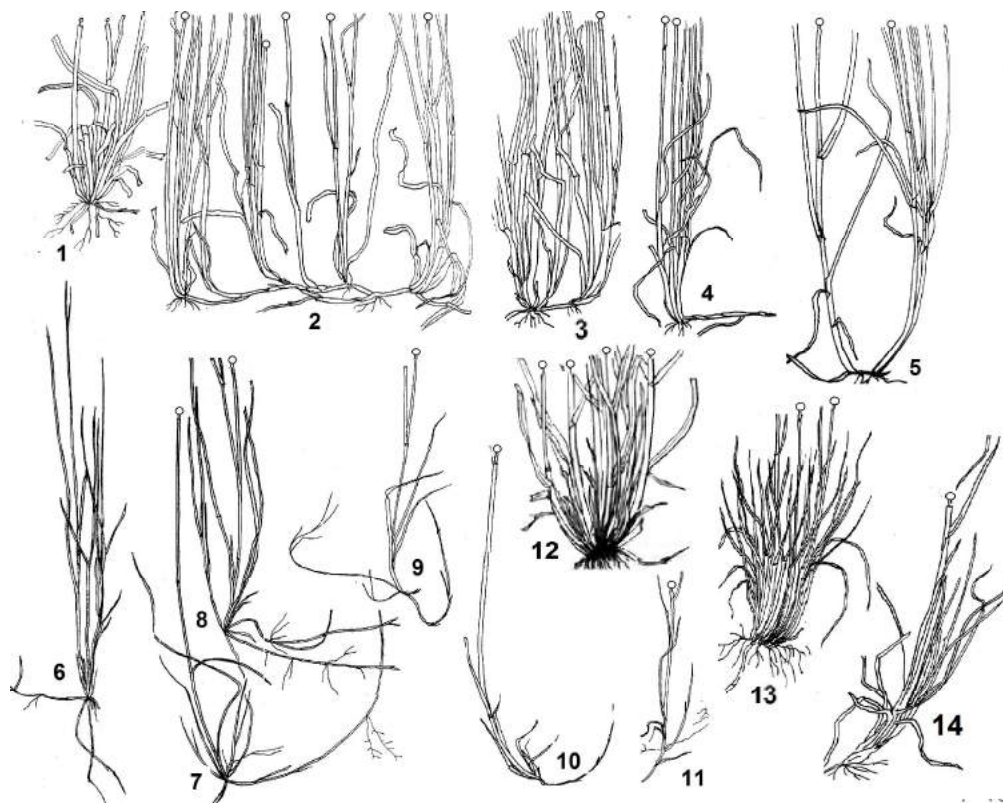


Рис. 3.6. Кущение *Poa pratensis* s. l. в различных сообществах:

Томская область, лесная зона: 1 – лужайка на опушке леса; 2–5 – березовый лес; 6–9 – гипновое болото в пойме Оби; 10–11 – сфагновое болото; 12 – разнотравно-злаковая лужайка в г. Томске (за университетом). Назаровско-Минусинская впадина, островные степи: 13 – 14 – злаковая степь

Другую популяцию (№ 3) с более или менее широкими и плоскими листьями удалось обнаружить в черте г. Томска, на разнотравно-злаковой лужайке возле зарослей ивы за Университетским озером. Высота растений этой популяции в среднем составляла 80 см, листовые пластинки вегетативных побегов длинные (до 43 см) и у большинства особей относительно широкие (3 мм). В целом же ширина листовых пластинок варьировала от 4 до 2 мм, хотя иногда встречались и более узкие, вполне подпадающие под размеры *P. angustifolia*. Влагалища нижних стеблевых листьев и вегетативных побегов сплюснутые и шероховатые. В парциальном кусте насчитывается до 4 вегетативных побегов (см. рис. 3.6). Недалеко от этого места, на открытой низкотравной лужайке, растения были более низкорослыми, до 40 см высотой, образующими дерновинки из генеративных и вегетативных побегов, в основном ортотропных с вегетативными побегами, почти достигающими соцветия. Листья вегетативных побегов от 1 до 2–3 мм ширины. В среднем на один генеративный побег приходится 2–4 ортотропных вегетативных, хотя одна из исследованных дерновинок насчитывала 2 генеративных и 11 вегетативных побегов, большинство из которых были ортотропными. Кустики на концах плагиотропных побегов чаще всего состояли из 2–4 ортотропных побегов, редко были одиночными. И, наконец, почти там же, возле утоптанной дорожки, часть особей очень напоминала растения из хакасских степей и по всем признакам должна несомненно быть отнесена к *P. angustifolia* – побеги возобновления сравнительно многочисленны, по 5 и более на каждый генеративный побег, все их листья узкие (в свернутом виде менее 1 мм), вдоль свернутые.

Популяция 4 находилась в южных окрестностях г. Томска, где разнотравные березовые леса перемежаются с довольно обширными злаково-разнотравными луговинами. Особи из березового леса морфологически были очень сходны с таковыми из березовых лесов окрестностей оз. Кирек и с. Аникино: растения высотой 40–50 см, листья побегов возобновления длинные, 35–40 см, часто едва не превышающие соцветия, обыкновенно вдоль сложенные. Их ширина в среднем от 2 до 2.5 мм, но в отдельных случаях не более 1.5 мм (в развернутом виде). У некоторых особей влагалища нижних листьев и вегетативных и генеративных побегов сплюснутые, но голые и гладкие. Вместе с тем парциальные кусты, за немногими исключениями, представлены пучками побегов, что не дает возможности отнести эти растения к *P. sergievskajae*.

Особи с соседствующих с лесом разнотравных лужаек были ниже, около 30 см высотой, с широкими, до 4 мм, листовыми пластинками вегетативных побегов (рис. 3.6). Генеративные побеги в основном собраны в дерновинки, внутри которых выделяются ортотропные, интравагинальные побеги и приподнимающиеся экстравагинальные. В одних дерновинках экстравагинальные приподнимающиеся побеги строго одиночные, хотя и многочисленные, в других – собраны в негустые пучки по 2–3 побега. На концах подземных плагиотропных побегов нередко образуются кустики, насчитывающие до 5–6 ортотропных побегов с широкими и короткими листьями и сплюснутыми, плотно прижатыми друг к другу основаниями, но не одетые чехлом из влагалищ отмерших листьев (создается впечатление, что они попросту разрушились). У всех исследованных особей этой ценопопуляции влагалища нижних листьев были голыми и гладкими.

Специальные обследования берегов р. Ушайки показали, что на лужайках в ее пойме в основном растут мятлики, образующие дерновинки, состоящие как из генеративных, так и из интравагинальных и экстравагинальных побегов возобновления. Ширина листьев вегетативных побегов в подавляющем большинстве случаев колеблется от 2 до 2.5 мм.

Таким образом, несмотря на то, что в лесной зоне, где расположена Томская область, нахождение *P. angustifolia* должно было быть скорее исключением, чем пра-

вилом, в большинстве случаев листовые пластинки побегов возобновления у исследованных *P. pratensis* s. l. были довольно узкими. Для сравнения были исследованы три популяции *P. pratensis* s. l. из степной части Назаровско-Минусинской впадины, которые могут однозначно трактоваться как *P. angustifolia*. Исследования проводились также в середине июля – начале августа, были обследованы популяции из сухих злаковых степей с участием *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski., *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Elytrigia repens* (L.) Nevski. В каждой было по 25 растений. Все эти популяции принципиально отличались от кирекских только количеством побегов возобновления (интравагинальных и ортотропных) как при генеративных побегах, так и на концах плагиотропных побегов. Среди них также встречались особи с 3–4 вегетативными побегами в пучке на конце плагиотропного побега или при генеративном побеге, но при этом нередко были случаи, когда таких побегов было и 6, и 7, и даже 9. И сами побеги возобновления, и их листья были значительно короче, чем у томских: во всех исследованных популяциях они не превышали 9 см (только у одной особи были отмечены побеги высотой 18 см), в среднем же их высота колебалась от 5 до 7 см. Влагалища нижних листьев у большинства особей были голыми, но нередко обнаруживалось вполне хорошо развитое опушение остатков влагалищ старых листьев.

Для получения более объективной картины были также исследованы три популяции из переувлажненных местообитаний. Исследования показали, что в этих популяциях все вегетативные побеги были с узкими, чаще всего свернутыми листьями и абсолютно преобладали особи с только экстравагинальными побегами (соответственно в первой – 2 из 21, во второй – 1 из 20 и в третьей – все 19), имеющими, в отличие от «сухопутных», довольно длинную горизонтальную часть.

И, наконец, исследование типового материала *P. pratensis* s. str. (неотип, собранный Н.Н. Цвелевым, и массовый материал, отобранный в этой же популяции на следующий же день) показало, что и у типовых образцов листья побегов возобновления довольно узкие, вдоль сложенные, в большинстве случаев их ширина (в высушенном виде) не превышает 1 мм.

Дополнительный просмотр более чем 200 гербарных образцов *P. pratensis* s. l. с Алтая, из Восточной Сибири, Европы и Америки также не выявил строгой зависимости между шириной листьев вегетативных побегов и числом побегов в пучках, а также наличием или отсутствием ортотропных интравагинальных побегов. Эти исследования также подтвердили экологические графики Е.П. Прокопьева (1990), из которых следовало, что узколистная форма *P. pratensis* s. l. произрастает в более широком диапазоне увлажнения, чем широколистная. В связи с этим возникает вопрос: не различаются ли листья растений, произрастающих в разных условиях увлажнения, анатомически?

Как известно, ксерофильные растения имеют более развитую склеренхиму, чем мезофильные. С другой стороны, как уже отмечалось в гл. 2, характер расположения склеренхимы в листовой пластинке злаков вообще и мятликов в частности является важным диагностическим признаком.

Для того чтобы выявить возможные анатомические различия в строении листьев у растений из разных экотопов, в 15 популяциях, в которых ранее изучались особенности побегообразования, были отобраны листовые пластинки побегов возобновления и сделаны поперечные срезы. Для получения сопоставимых результатов исследовались только сухие образцы, отбирались по 2–5 особей из каждой популяции. Помимо этого были исследованы листовые пластинки из 6 ценопопуляций одной популяции, расположенной в Томском районе, в окрестностях оз. Кирек. Исследования проводились по методике, изложенной в гл. 2.

Вопреки ожиданиям, заметных различий в строении пластинки на поперечном срезе у степных, лесных, луговых и болотных особей выявлено не было (рис. 3.7). Несмотря на то, что исследования выявили большое разнообразие в строении листьев, которое касалось главным образом толщины и ширины листьев и в меньшей степени количества боковых жилок и их типов, а также степени развития склеренхимных тяжей, существенных различий в строении листьев, взятых из различных популяций, не наблюдалось. Относительно наличия и величины пузыревидных клеток трудно делать выводы, поскольку в ряде случаев они, возможно, просто были повреждены в процессе высушивания и последующей обработки. При этом обнаружилась довольно высокая внутривидовая изменчивость как в типовой популяции, так и в популяции из окрестности оз. Кирек (рис. 3.8).

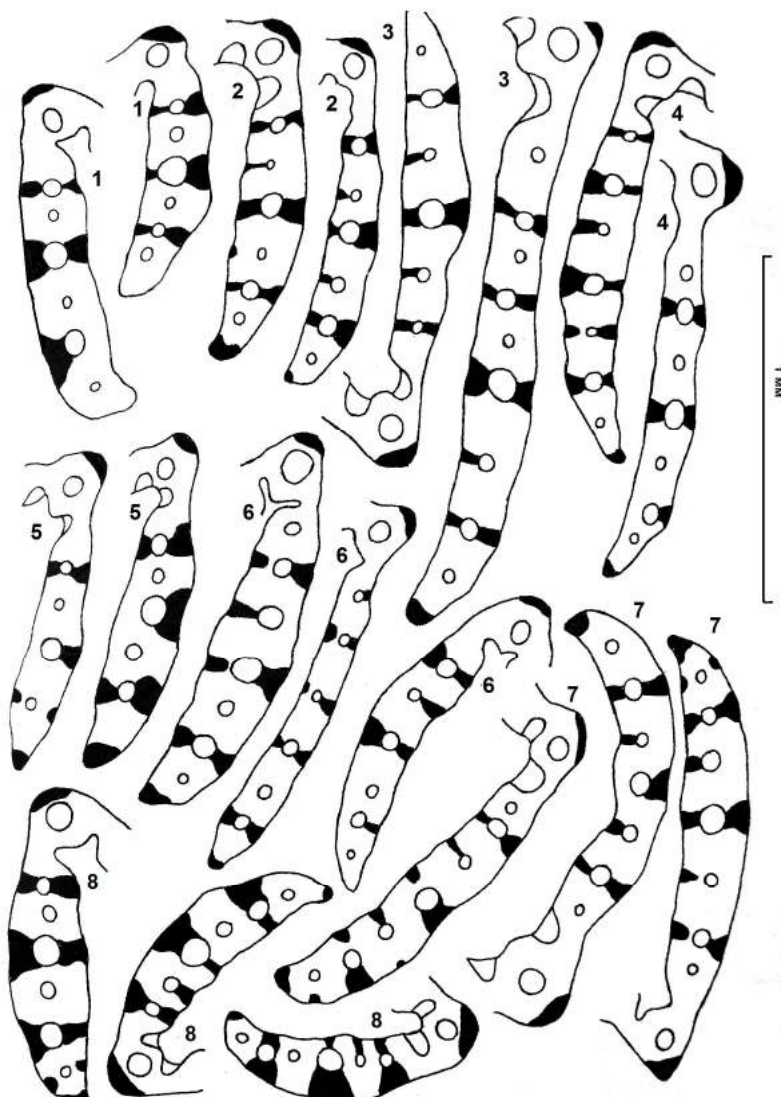


Рис. 3.7. Анатомическое строение листьев вегетативных побегов *Poa pratensis* s. l.: 1 – окрестности пос. Лоскутово, березовый лес; 2 – берег р. Ушайки, заливной луг; 3 – южные окрестности г. Томска, березовый лес; 4 – берег Университетского озера, лужайка; 5 – Томская область, гипновое болото; 6 – Хакасия, окрестности оз. Иткуль, степь; 7 – Хакасия, окрестности оз. Беле, степь; 8 – Хакасия, окрестности оз. Шира, степь

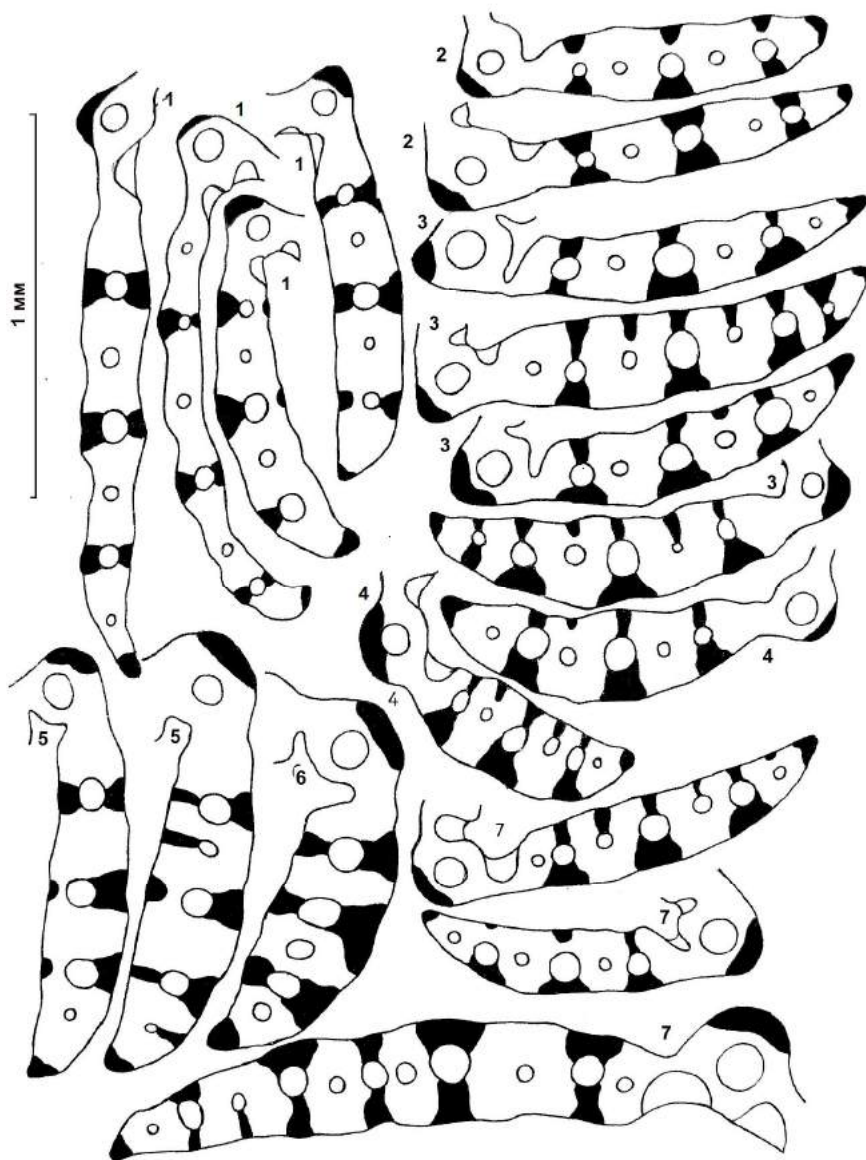


Рис. 3.8. Анатомическое строение листьев вегетативных побегов *Poa pratensis* s. l.:
 1 – Ленинградская область (типовой образец); 2–7 – Томская область, окрестности оз. Кирек;
 2 – разнотравный березовый лес; 3 – разнотравный суходольный луг; 4 – разнотравная лужайка
 в увлажненном мезопонижении; 5 – злаковый луг на песке; 6 – сырая разнотравная опушка
 соснового леса с моховым покровом; 7 – песчаная грива

Проведенные исследования не выявили ни одного признака, позволяющего безошибочно разграничить луговую, лесную, степную и болотную расы агрегата *P. pratensis*.

Признаки жизненной формы, в частности число побегов в кустах, образованных на концах плагитропных побегов, носят количественный характер и могут существенно изменяться внутри популяции. У болотных растений в подавляющем большинстве случаев действительно не наблюдается кущения плагитропных побегов, но это может быть связано с общими неблагоприятными условиями, вызванными затоплением, поэтому требуется проверка устойчивости этого признака при выра-

щивании в условиях нормального увлажнения. Ширина листьев побегов возобновления могла сильно варьировать не только у особей из одной популяции, но и в пределах одного куста. И вообще, у подавляющего большинства особей, включая луговые популяции, листья вегетативных побегов были довольно узкими и часто вдоль сложенными, хотя и не всегда щетиновидными. Исследования массового материала показали, что ширина листьев вегетативных побегов не зависит от условий произрастания (увлажнения) и весьма слабо коррелирует с характером кущения. Исследования анатомического строения листьев побегов возобновления также не выявили заметных различий. Тем не менее общая тенденция проявлялась на всем исследованном материале – в целом у узколистных особей открытых сухих местобитаний дерновинки были гуще, а число побегов в пучках выше. Таким образом, одиночные плагиотропные побеги характерны для *P. turfosa*, в числе (1)2–3(4) – для *P. sergievskajae* и *P. pratensis* s. str. и в числе (4)5–8 – для *P. angustifolia*. Число побегов возобновления в парциальных кустах и на концах плагиотропных побегов может служить лишь дополнительным признаком, поскольку хотя три расы из четырех и характеризуются особыми состояниями этого признака, но тесно связаны между собой переходными формами. Ширина листовой пластинки побегов возобновления не может использоваться в систематике этой группы вообще. Узколистность в различных популяциях, включая разные экологические формы, как и предполагал J. Edmondson (1980), могла явиться результатом самых разных, не связанных между собой эволюционных событий. Это обстоятельство непременно надо учитывать при определении узколистных мятликов агрегата *P. pratensis* и во избежание ошибок принимать во внимание не только ширину листьев, но и весь комплекс морфологических признаков, а также экологическую приуроченность.

Далее закономерно встает вопрос о статусе и границах рассматриваемых видов.

Изучение *P. angustifolia* в условиях стационара и по гербарным коллекциям показало, что в разные годы в зависимости от условий у нее может варьировать длина листьев и плотность дерновины, но побеги всегда собраны в характерные пучки. Морфологические и экологические отличия как от *P. pratensis* s. str., так и от других близких видов позволили признать его видовой ранг, но вместе с тем вполне очевидно, что этот вид дифференцирован слабо. Поэтому до получения данных молекулярно-генетического анализа, позволяющих уточнить степень дифференциации *P. angustifolia*, его следует рассматривать в пределах агрегата *P. pratensis*. Что касается *P. setacea* и *P. strigosa*, то формы с такими признаками встречаются практически по всему ареалу вида. К тому же исследованиями J. Stuckey (1942) было установлено, что длина листовой пластинки злаков находится в зависимости от температуры, долготы дня и других факторов. Поэтому для придания таксономического статуса этим формам нет оснований.

Просмотр литературных источников и обширных гербарных коллекций *P. sergievskajae*, а также наблюдения в природе показали, что и *P. angustifolia*, и *P. sergievskajae* тесно связаны с типовым видом многочисленными переходными формами, однако, несмотря на приуроченность к различным экологическим условиям, морфологически они, похоже, более близки друг к другу, чем к *P. pratensis*. Основными морфологическими признаками, по которым предлагается различить *P. angustifolia* и *P. sergievskajae* (Пробатова, 1985), являются поверхность влагалищ нижних листьев и частично длина нижних цветковых чешуй. По последнему признаку *P. sergievskajae* занимает промежуточное положение между типовым подвидами и *P. angustifolia*, однако и этот признак трансгрессирует. Что касается характера поверхности влагалищ нижних листьев, как уже отмечалось выше, шероховатые влагалища нижних листьев обычны у *P. pratensis*, особенно в увлажненных местобитаниях. При этом он (характер поверхности влагалищ нижних листьев) не корре-

лирует с другими морфологическими признаками, характерными для *P. sergievskajae*, следовательно, не может служить надежным дискриминатором для разграничения *P. angustifolia*, *P. sergievskajae* и типового подвида. Таким образом, исследование *P. sergievskajae* также выявило слабую дивергенцию этого вида. От близких видов он отличается только по сумме морфологических признаков и экологической приуроченности, поэтому до получения молекулярно-генетических данных, подтверждающих высокую степень генетической дивергенции этого вида, предлагается рассматривать *P. sergievskajae* в пределах агрегата *P. pratensis*.

Исследование типового материала *P. turfosa* выявило его несомненное сходство с растениями моховых болот Томской области, что позволяет отождествить их с этим видом. Следующий вопрос – о статусе самого *P. turfosa*. Исследование гербарных материалов, с одной стороны, выявило их сходство с *P. pratensis*, а с другой – некоторые морфологические особенности. Включение материалов по этой болотной группе в дискриминантный анализ (33 особи было исследовано по 20 признакам) и их сравнение, с одной стороны, с лесными, а с другой – с луговыми и эталонной популяцией *P. pratensis*, позволило установить существенную морфологическую обособленность этой группы (рис. 3.9). Соответствие группы, полученной в результате переклассификации по морфологическим признакам, изначально заданной, выделенной по эколого-географическому принципу, оказалось достаточно высоким и составило 86.11 % (табл. 3.11). Поскольку большинство растений было собрано в заболоченных лесах, по расстоянию Махаланобиса эта группа оказалась ближе к лесным (10.16) и дальше всего от эталонной (18.58). Можно отметить некоторое сходство отдельных его форм с *P. sergievskajae*, который также, по свидетельству Н.С. Пробатовой (1985), нередко встречается на моховых болотах. Основная масса дальневосточного материала, принадлежащая к *P. sergievskajae*, отличается от томских болотных растений достаточно хорошо, однако для уточнения взаимоотношений *P. turfosa* и *P. sergievskajae* требуются дополнительные исследования с привлечением массового дальневосточного материала и данных молекулярно-генетического анализа. До выяснения этих деталей *P. turfosa* рассматривается как слабо обособленный, но отдельный вид агрегата *P. pratensis*.

Таблица 3.11. Результаты дискриминантного анализа болотных особей *Poa pratensis* s. l. по сумме генеративных и вегетативных признаков

Классификационная матрица						Расстояние между группами (квадрат Махаланобиса)			
Группа	% соответствия	1	2	3	4	1	2	3	4
По сумме генеративных и вегетативных признаков									
1	81.29	126	1	21	7	0			
2	77.42	2	24	5	0	10.36	0		
3	79.27	16	23	153	1	5.26	5.55	0	
4	86.11	4	0	1	31	10.25	18.74	14.30	0
Общ.	80.48	148	48	180	39				

Условные обозначения: 1 – лесные; 2 – эталон *P. pratensis*; 3 – луговые; 4 – *P. turfosa*.

Исследование изменчивости основных дискриминаторов, а также популяций *P. angustifolia*, *P. sergievskajae* и *P. turfosa* позволило до получения молекулярно-генетических данных сохранить их видовой ранг, однако все эти виды настолько связаны с *P. pratensis* s. str. переходными формами, что должны рассматриваться в рамках одноименного агрегата. Помимо морфологической обособленности веским

аргументом в пользу сохранения их видового статуса послужили возражения геоботаников, поскольку большинство этих видов, являясь доминантами растительных сообществ, являются также индикаторами их увлажнения и понижение их таксономического ранга очень сильно затруднит ранжирование и классификацию фитоценозов.

Вместе с тем с принятием этих видов, хотя бы условно, ситуация остается весьма сложной и в конкретных случаях очень трудно определить, с каким из видов мы имеем дело. В качестве примера реальной ситуации, имеющей место в природе, можно привести популяцию *P. pratensis* s. l., исследование которой проводилось на ограниченной территории Томского зоологического заказника в районе оз. Кирек (Обь-Томское междуречье, лесная зона). Там на территории около 4 км² в шести разнообразных ценозах обитали представители этого вида. Поскольку специальных исследований об обмене генетическим материалом между этими группировками не производилось, и принимая во внимание склонность этого вида к апомиксису, мы не можем считать их частями одной популяции, и эти группировки будут в дальнейшем именоваться не ценопопуляциями, а выборками. Выборки были сделаны из шести растительных сообществ:

1. Разнотравный березовый лес с участием *Carex macroura* Meinsh., *Pimpinella saxifraga* L., *Majanthemum bifolia* L., *Viola uniflora* L., *Agrimonia pilosa* L.

2. Разнотравный суходольный луг на песчаной почве с участием *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth., *Berteroa incana* (L.) DC., *Elytrigia repens*, *Achillea millefolium* L., *Leucanthemum vulgare* Lam.

3. Разнотравная лужайка в увлажненном мезопонижении на богатой почве с участием *Bidens tripartita* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Veronica chamaedrys* L., *Galium mollugo* L.

4. Сырая разнотравная опушка соснового леса с ярко выраженным моховым покровом на песчаной почве. В составе травянистого яруса *Milium effusum* L., *Calamagrostis obtusata* Trin., *Aconitum septentrionale* Koelle, *Aegopodium podagraria* L.

5. Поляна в разреженном молодом сосняке на песчаной гряде, где не росло практически ничего, кроме *P. pratensis* s. l.

6. Берег озера, поросший высокой травой, с участием *Phragmites australis* (Gav.) Trin. ex Steudel., *Deschampsia cespitosa*, *Cicuta virosa* L., *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin.

В березовом лесу было исследовано 18 особей *P. pratensis* s. l. Выборка представлена растениями высотой 40–50 см. Побеги возобновления превышают длину генеративных побегов, их листья – узкие, вдоль свернутые, длиной 50 (75) см, в то время как листья генеративных побегов плоские, около 2 мм шириной. У большин-

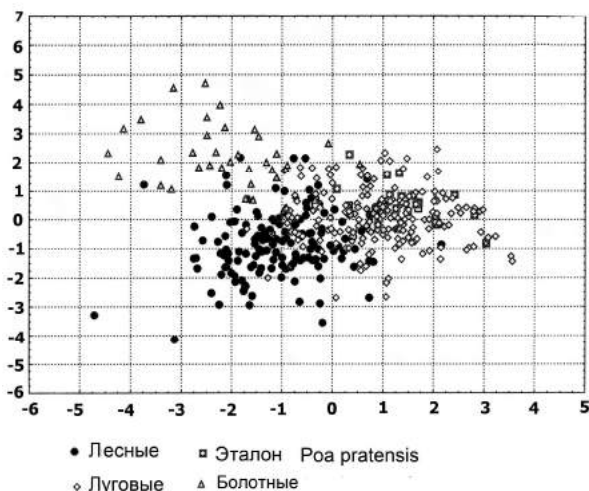


Рис. 3.9. Проекция объектов *P. pratensis* и *P. turfosa* в осях I (ось абсцисс) и II (ось ординат) канонических переменных, полученных в результате дискриминантного анализа

ства побегов нижние влагалища имеют разного рода опушение, от коротких, густых, вниз направленных волосков до довольно длинных, извилистых и направленных перпендикулярно поверхности стебля. Характер поверхности узлов и междоузлий в нижней части стебля также сильно варьирует. Были обнаружены растения как с совершенно гладкими, так и с покрытыми мелкими бугорками и шероховатыми на ощупь узлами и междоузлиями, а также густо опушенными короткими отстоящими волосками. Возобновление смешанное, наряду с интравагинальными ортотропными отмечаются плагиотропные побеги (рис. 3.10). Число побегов возобновления в кусте может варьировать от 1 до 4. Морфологически и с учетом экологической приуроченности данная выборка может быть отнесена к *P. sergievskajae*.

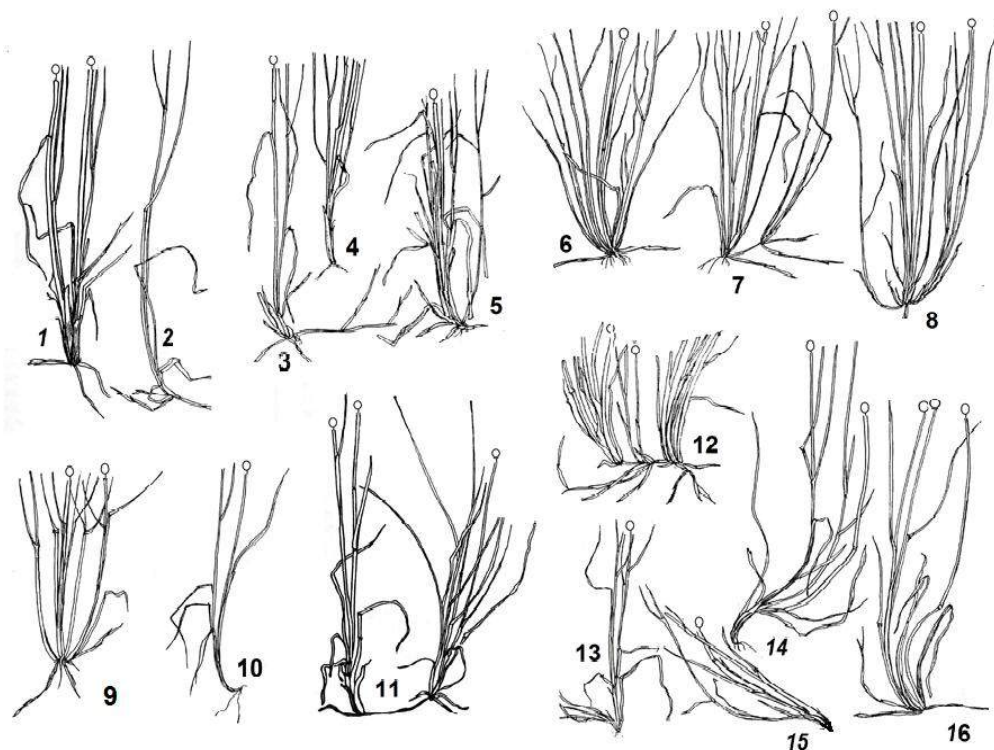


Рис. 3.10. Кущение *Poa pratensis* s. l. (Aggr. *P. pratensis*) в различных сообществах Томской области:

- 1–2 – сырая разнотравная лужайка; 3–5 – сырая опушка соснового леса;
6–10 – разнотравный березовый лес; 11 – песчаная грива; 12 – берег озера;
13–16 – разнотравный суходольный луг

На разнотравном суходольном лугу, сформированном на песчаной почве и расположенном рядом с вышеупомянутым березовым лесом, было исследовано также 18 особей. В целом дерновинки этой выборки выглядят более рыхлыми за счет преобладания экстравагинальных побегов, хотя ортотропные интравагинальные побеги тоже есть. Листья побегов возобновления узкие, большей частью вдоль свернутые. Хотя они и довольно длинные, все же уступают таковым из лесной популяции. Длина вегетативных побегов в целом редко превышает 35 см, хотя в отдельных случаях может достигать и 50–62 см (см. рис. 3.10). В одном кусте встречаются побеги как с практически голыми влагалищами, так и с довольно хорошо опушенными. В целом же преобладают листья с опушенными в разной степени влагалищами. Число побегов в кусте также колеблется от 1 до 4 (5).

На разнотравной лужайке, сформированной на темной богатой почве, в увлажненном мезопонижении, было изучено 10 растений. Поскольку в целом травостой здесь выше, чем в лесу и на суходольном лугу, общая высота мятликов достигала 85 см. При этом длина побегов возобновления нередко превышала 70 см. Листовые пластинки у всех вегетативных побегов узкие, вдоль сложенные, влагища в нижней части почти у всех образцов хорошо опушены. Побегов возобновления формируется немного, по 1–2, редко 3 интравагинальных, ортотропных при генеративном побеге, а также по 2–3 на парциальном кустике, образованном на концах плагиотропных побегов. Иногда встречаются и одиночные побеги. В целом существенных отличий от выборки, произрастающей в березовой роще, ни по морфологии, ни по жизненной форме выявлено не было.

На сырой разнотравной опушке соснового леса с ярко выраженным моховым покровом, на песчаной почве было исследовано 14 особей. В целом это довольно высокие растения, до 90 см, длина вегетативных побегов достигает 60 см. Их листья, несмотря на длину, так же как и в предыдущем случае, узкие и вдоль сложенные. Здесь также наблюдается комбинация ортотропных и плагиотропных ползучих побегов и также в целом побегов возобновления образуется немного, хотя в отдельных случаях встречается до 5 интравагинальных ортотропных вегетативных побегов, выходящих из пазух нижних листьев генеративного побега. В парциальных кустиках, состоящих только из вегетативных побегов, их число также варьирует от одного до трех (рис. 3.10). Влагища нижних листьев частично голые, частично – опушенные.

На песчаной гриве было исследовано 20 особей. Самой существенной их особенностью является то, что кустики на концах плагиотропных побегов формируют до 5 и более интравагинальных ортотропных побегов, столько же побегов формируется и в одном пучке с генеративным побегом. Кроме того, обращает на себя внимание большое количество – по 5–6 и более отбегов (плагиотропных побегов, лишенных листьев) в каждом кусте. Растения сильно варьируют не только по характеру поверхности влагищ нижних листьев (преобладают голые и гладкие, хотя в отдельных случаях встречаются в разной степени опушенные), но и по ширине листовой пластинки вегетативных побегов – наряду с узкими, вдоль сложенными, встречаются довольно широкие, до 4 мм, и совершенно плоские (рис. 3.10). Некоторые особи по морфологическим признакам (длина и ширина листьев побегов возобновления) вполне могли бы быть отнесены к *P. pratensis* s. str.

На берегу озера было обнаружено и исследовано 10 растений, высота которых составляла в среднем 70 см, с вегетативными побегами до 60 см. Среди них оказались особи с довольно широкими и плоскими (до 3 мм шириной) листьями (причем как у вегетативных, так и у генеративных побегов). У особей с широкими листьями все влагища оказались голыми и гладкими на ощупь, в то время как у особей с узкими листьями влагища были шероховатыми на ощупь, но без шипиков и волосков. Число вегетативных побегов в кусте также невелико, от 1 до 3, но при этом у некоторых особей наблюдается довольно большое число ползучих побегов, не имеющих пока нормальных зеленых листьев (рис. 3.10). В парциальных кустах, состоящих только из вегетативных побегов, их число также колебалось от 1 до 3, хотя одиночные побеги встречались достаточно редко. По ширине листьев и по способу возобновления – пучки вегетативных побегов на концах плагиотропных побегов – эти особи можно было бы отнести к *P. angustifolia*, если бы не малочисленные пучки вегетативных побегов и если бы обильное увлажнение их местообитания не было столь явным.

Проведенное исследование *P. pratensis* s. l. не выявило существенных различий по способу возобновления, достаточных для признания выборок из березового леса, суходольного луга и сравнительно хорошо увлажненных местообитаний разными

видами. Скорее наоборот, они вполне могут представлять собой разные ценопопуляции одной популяции, а несущественные морфологические различия обусловлены экологически. Во всех местообитаниях наряду с генеративными побегами отмечались ортоотропные интравагинальные побеги, а в парциальных кустах, сформированных на концах плагиотропных побегов, в среднем по 2–3 вегетативных побега (лишь в результате специальных поисков была найдена единственная дерновинка, у которой все 4 плагиотропных побега кончались кустиками, образованными одиночными побегами).

Далее закономерно встает вопрос о таксономической принадлежности всей исследованной совокупности, поскольку теоретически там могут произрастать и *P. sergievskajae* (березовый лес, выборка 1), и *P. pratensis* s. str. (разнотравная лужайка, выборка 3, опушка соснового леса, выборка 4 и берег озера, выборка 6). Есть некоторая вероятность присутствия *P. angustifolia* (суходольный луг, выборка 2). На песчаной гриве (выборка 5) могут обитать не только *P. pratensis* s. str., но и *P. angustifolia*. Несмотря на выраженное опушение влагалищ нижних листьев, все исследованные особи не могут однозначно быть отнесены к *P. sergievskajae*, поскольку *P. sergievskajae* – это преимущественно лесные растения, которые помимо лесов отмечаются в зарослях кустарников (Цвелев, 1976а; Пробатова, 1985), но не на лугах, тем более на суходольных. Как известно, разного рода луговые сообщества – места произрастания типового вида и *P. angustifolia*, причем последний считается более ксерофильной расой, вполне обычной и в лесной зоне, и замещающей *P. pratensis* s. str. в местах с недостаточным увлажнением. Исследованные экземпляры, с одной стороны, имеют узкие, вдоль свернутые листья вегетативных побегов и эти побеги в большинстве своем собраны в пучки, что характерно для *P. angustifolia*, а с другой – эти пучки содержат сравнительно небольшое число побегов, обычно 2–3, редко больше 4, и листья достигают 50 см в длину, что характерно для типового вида и *P. sergievskajae*. Наиболее вероятным вариантом систематической структуры данного комплекса представляется описанный ниже.

В березовом лесу и, возможно, на разнотравной лужайке обитает *P. sergievskajae*, в остальных сообществах – *P. pratensis* s. str. Причем этот вид здесь представлен двумя расами факультативных апомиктов узколистной, подобной типовой, и широколистной, которая также достаточно обычна. Вся выборка представляет собой один агрегат – *P. pratensis*. Поскольку без сложных генетических и других альтернативных методов вопрос этот не может быть решен, в подобных сложных случаях предлагается ограничиться определением таксономической принадлежности материала не до вида, а до агрегата.

Исследования популяций *P. pratensis* s. l. на территории Сибири показало, что это очень полиморфная группа, представленная несколькими морфологически и экологически обособленными расами, связанными тем не менее с типовым видом. Поскольку истинный статус *P. raduliformis*, *P. urjanchaica*, *P. krasnoborovii* Stepanov, *P. pruinosa*, *P. tianschanica*, *P. sabulosa*, *P. kuraica*, *P. turfosa*, и *P. sergievskajae* на данном этапе исследования без результатов молекулярно-генетического анализа установить сложно, до выяснения их истинного положения и взаимоотношений предлагается рассматривать их в качестве видов в составе агрегата *P. pratensis*.

Aggr. *P. alpigena*. Еще одним крупным комплексом, возникшим, вероятно, на основе *P. pratensis*, является группа таксонов родства *P. alpigena*. При этом некоторые формы *P. alpigena* настолько морфологически близки к *P. pratensis*, что многими исследователями он рассматривается как его подвид.

В отличие от *P. raduliformis*, *P. urjanchaica*, *P. tianschanica*, в происхождении которых явно принимали участие виды каких-то других секций, можно предположить, что *P. alpigena* является результатом полиплоидизации форм *P. pratensis*, в экстре-

мальных условиях высокогорий или Арктики. Об этом говорят в целом более высокие, чем у *P. pratensis*, хромосомные числа ($2n = 28-127$ Nygren, 1950; A. Löve, D. Löve, 1956; Holmen, 1952; Водопьянова, Кругулевич, 1973; $2n = 42+4$ Flovic, 1940; $2n = 70-72$ Соколовская, Стрелкова, 1960; Соколовская, Пробатова, 1968; Болховских и др., 1969 и др.).

Poa alpigena был первоначально описан Е.М. Фризом в качестве разновидности *P. pratensis* (Fries, 1842, цит. по: Цвелев, 1976а) из Скандинавии, однако долгое время эта разновидность рассматривалась как *poen nudum*, пока не была эффективно обнаружена М.Н. Блиттом (Blytt, 1861). В этом ранге как *P. pratensis* var. *alpigena* (Blytt) Fr. она приводилась П.Н. Крыловым (1914, 1928) для Алтая и арктической Сибири, хотя к этому времени вышла работа К.А.М. Линдмана (Lindman, 1918), в которой он придал этой разновидности видовой ранг. Р.Ю. Рожевиц (1934) и Н.Н. Цвелев (1964) также рассматривали *P. alpigena* в ранге вида, однако Н.Н. Цвелев при этом замечает, что в южных частях ареала этот вид настолько постепенно переходит в *P. pratensis*, что границу между ними можно провести лишь очень приблизительно. И в этой, и в более поздней работе (Цвелев, 1968) *P. alpigena* рассматривается как арктический вид. Тем не менее в дальнейшем почти во всех определителях Сибири *P. alpigena* приводится как вид арктоальпийского распространения (Реведадто, 1964; Сергиевская, 1969; Малышев, 1968; Пешкова, 1979; Ломоносова и др., 1984; Олонова, 1990а). Позднее Н.Н. Цвелев (1974а, 1976а), придерживаясь политипической концепции, рассматривает этот вид в качестве подвида *P. pratensis*, отмечая его арктоальпийское распространение. Дж. Р. Эдмондсон (Edmondson, 1980), выделяя слабую морфологическую обособленность *P. alpigena* от *P. pratensis*, все же полагает более правомочным считать ее самостоятельным видом.

Помимо высокой изменчивости, отмечаемой многими авторами, *P. alpigena*, как и некоторые другие арктоальпийские виды, способен образовывать пролиферирующие колоски. Вследствие такого полиморфизма на основе этого вида было описано несколько разновидностей, подвигов и видов. Так, К.А.М. Линдман (Lindman, 1918) выделил внутри *P. alpigena* var. *domestica* Lindm., отличающуюся более высоким ростом и, соответственно, большими размерами метелки, а также f. *longiglumis* Lindm. и f. *obtusata* Lindm., соответственно с заостренными и притупленными колосковыми чешуями. Р.Ю. Рожевиц (1934) также выделил разновидность *P. alpigena* var. *breviramea* Roshev. с более короткими веточками метелки. Кроме того, было сделано несколько попыток придать таксономический ранг вивипарным популяциям этого вида. Как указывает Н.Н. Цвелев (1964), одним из первых, еще в 1869 г., это сделал Фриз, описав subsp. *colpodea* Th. Fries, рассматривая, однако, ее в рамках другого вида – *P. stricta* Lindeb. Сам же Н.Н. Цвелев (1972а, 1976а) придает вивипарным популяциям этого вида подвидовой ранг – *P. alpigena* subsp. *colpodea* (Th. Fries) Tzvelev.

Помимо этого с территории Сибири было описано еще два вида, морфологически близких к *P. alpigena*, – *P. sajanensis* и *P. sobolevskiana* Gudosh.

Poa sajanensis был описан Р.Ю. Рожевицем (1932) из Восточного Саяна (Иркутская обл., Тункинский р-н, Саянские горы, берег Ильчира. 19 VII 1902. В. Комаров). Автор сближает этот вид с *P. pratensis*, указывая в качестве основных отличий наличие розетки многочисленных фиолетовых прикорневых листьев, фиолетовые или пестро окрашенные колоски и густое и длинное опушение по жилкам нижних цветковых чешуй. М.Г. Попов (1957) и Л.И. Малышев (1965б, 1968) приводили этот вид для Восточного Саяна, при этом Л.И. Малышев указывал только четыре местонахождения этого вида в Китайских и Тункинских Альпах, а также отметил его приуроченность к гипновым мочажинам и сырым песчаным берегам рек. Н.Н. Цвелев, обрабатывая злаки для сводки «Растения Центральной Азии», включил *P. sajanensis*

в число синонимов *P. pruinosa*, указав, что «тип *P. sajanensis* имеет более мезоморфный облик и более ярко окрашенные колоски, значительно приближаясь к некоторым формам полиморфного арктического вида *P. alpigena*, поэтому не исключено, что этот вид образует самостоятельную, хотя и очень слабо обособленную, переходную к *P. alpigena*, эколого-географическую расу» (Цвелев, 1968, с.138). В более поздней работе Н.Н. Цвелев (1976а) рассматривает *P. sajanensis* как синоним *P. tianschanica*, отмечая, что *P. sajanensis* имеет розовато-фиолетовые колоски и по некоторым признакам приближается к *P. alpigena*.

Исследования типового материала с оз. Ильчир, а также сборы с р. Убур-Хондолгой, на которые ссылался Л.И. Малышев, не обнаружили существенных отличий этих популяций от обычного *P. alpigena*, обитающего в горах Южной Сибири. Подобные особи нередки и на Юго-Восточном Алтае. Иногда они имеют более обильные побеги возобновления, чем у типичного *P. alpigena*, но эта особенность обнаруживалась только в условиях избыточного увлажнения. Увеличение количества вегетативных побегов в таких условиях отмечалось не только у видов типовой секции, но даже у ксероморфных представителей секции *Stenopoa*. Данные Г.П. Серой (1965), изучавшей зависимость интенсивности побегообразования *P. pratensis* от увлажнения почвы, также подтверждают это. Остальные признаки, по которым различаются эти виды, тоже практически не имеют диагностической ценности вследствие их высокой изменчивости. Таким образом, исследования показали, что хотя крайние формы *P. sajanensis* и *P. alpigena* и отличаются друг от друга, отличия эти не больше, чем между отдельными популяциями полиморфного вида *P. alpigena* в горах Южной Сибири, поэтому до получения результатов детального исследования южносибирских популяций этого вида с привлечением альтернативных методов представляется более правильным включение *P. sajanensis* в число синонимов *P. alpigena*.

Другой близкий к *P. alpigena* вид – *P. sobolevskiana* – был описан С.В. Гудошниковым (1963) из высокогорий Западной Тувы (Тувинская АССР, Бай-Тайгинский р-н, заболоченный берег оз. Иерихоль. 14 VII 1962. С.В. Гудошников). Автор характеризует его как невысокое корневищное растение с продолговатой метелкой и узколинейными листьями, 2–3 цветковыми колосками 4.5–5 мм длины. При этом нижняя цветковая чешуя по килю опушена до 2/3 длины, опушены и промежуточные жилки. С.В. Гудошников сближал *P. sobolevskiana* с *P. lanatiflora* Roshev. (*Hyalopoa lanatiflora* (Roshev.) Tzvelev), но отличал его по более мелким колоскам (4–5 мм, а не 5–7) и менее обильно опушенным (не до верхушки) нервам нижней цветковой чешуи. Л.И. Малышев (1968) признавал его видовую самостоятельность, а Н.Н. Цвелев (1976а), придерживаясь политипической концепции, отнес его к *P. pratensis* на правах подвида – subsp. *sobolevskiana* (Gudosch.) Tzvelev.

Анализ гербарных материалов и наблюдение популяции в locus classicus показали, что представители этого вида морфологически близки к *P. alpigena*, но отличаются от него опушением кия нижней цветковой чешуи на 2/3 длины и опушением промежуточных жилок. Эти признаки сохраняют высокую устойчивость в популяции, практически не встречаясь в других популяциях *P. alpigena*. Наличие обособленного ареала и морфологического отличия позволяет рассматривать *P. sobolevskiana* как самостоятельный таксон, но, поскольку морфологические отличия весьма незначительны, до получения данных молекулярного анализа признать его можно только в качестве слабо дифференцированного вида, входящего в агрегат *P. alpigena*.

По опушению нижней цветковой чешуи *P. sobolevskiana* обнаруживает сходство с арктическим видом *P. sublanata* Reverd., однако отличается от него менее интенсивным опушением и общими размерами всего растения и колосков.

Исследования агрегата *P. alpigena* показали, что этот вид, особенно в горах Южной Сибири, представлен большим числом морфологически резко различающихся популяций. Морфологическая обособленность иногда бывает настолько выраженной, что представляется возможным рассматривать эти популяции в качестве отдельных видов в составе агрегата. Вместе с тем требуется специальное исследование на популяционном уровне с привлечением данных кариологии и молекулярно-генетического анализа для подтверждения видового статуса *P. sobolevskiana* и выявления возможного различия между северной и южной расами *P. alpigena* s. str.

Aggr. *P. sibirica*. До сих пор нет единого мнения по вопросу об объеме и внутривидовой структуре *P. sibirica*. Этот вид был описан Р.Ю. Рожевицем (1912) из южной части Красноярского края (Енисейская губ., Канский у., склон к ручейку среди редкого березняка к западу от с. Балай. 9 IV 1911. № 364. И. Кузнецов). В качестве его обычных местобитаний названы луга, кустарники и опушки лесов (Рожевиц, 1934) и указан довольно широкий ареал, охватывающий районы Восточной Европы, Сибири, Средней Азии и Монголии. При этом различалось несколько разновидностей – var. *pumila* (растения высотой 20–25 см), var. *micrantha* (с колосками 3.5–4 мм), var. *macrantha* Roshev. (с колосками от 5.5 до 6.5 мм длины).

Д.И. Литвинов (1934) описал из горных лиственничных лесов Восточного Казахстана *P. insignis* Litv. (Семипалатинская обл., Усть-Каменогорский р-н, в лиственничном лесу в долине р. Урунхайки, юго-вост. угол оз. Маркаколь. 8 VII 1908. А. Седельников) – близкий к *P. sibirica* вид, отличающийся от него волосистым язычком и шероховатой или коротковолосистой осью колоска. Л.П. Сергиевская (1961) на основе критического пересмотра коллекций, хранящихся в Гербарии им. П.Н. Крылова (ТК), пришла к выводу, что *P. insignis* не имеет видовой самостоятельности, и отнесла его к *P. sibirica* в качестве разновидности var. *insignis*, отличающейся от типовой разновидности только опушенным язычком. А.П. Гамаюнова (1956) и Н.С. Филатова (1969), изучая мятлики флоры Казахстана, признают видовую самостоятельность *P. insignis*. И Р.Ю. Рожевиц (1934), и А.П. Гамаюнова указывали на эндемичный характер распространения этого вида.

Н.Н. Цвелев (19726) описал с Южного Урала *P. sibirica* subsp. *uralensis* (Ural australis, mons Jurma, declivitas orientalis. 29 VI 1940. № 208. К. Igoshina et P. Bukrin), отличающийся от типового подвида более толстыми стеблями, более широкими листовыми пластинками, более длинным язычком (4–5 мм длины) и более постепенно заостренными нижними цветковыми чешуями. Н.Н. Цвелев предположил гибридное происхождение этого подвида, в качестве возможного предка допуская центральноевропейский горно-лесной *P. hybrida* Gaud., уральские предки которого были поглощены продвинувшимся с востока *P. sibirica* (Цвелев, 19726), или каким-то видом секции *Homalopoa*. В качестве синонимов *P. sibirica* subsp. *uralensis* указаны *P. sibirica* var. *macrantha* Roshev. и *P. insignis*, однако при этом допускается возможность существования особого южносибирского подвида *P. sibirica* subsp. *insignis*. *Poa sibirica* subsp. *uralensis* приводится как для среднего, так и для верхнего горного пояса, в то время как типовой подвид – только для нижнего и среднего (Цвелев, 1976а). Исследователи сибирских злаков В.В. Ревердатто (1964), Л.П. Сергиевская (1969), Г.А. Пешкова (1979) и др. уже отмечали нахождение *P. sibirica* как в нижнем и среднем, так и в верхнем горном поясе.

В табл. 3.11 приводятся морфологические различия между *P. sibirica* и близкими таксонами. Сравнение показывает, что наиболее важными морфологическими признаками для разграничения *P. sibirica* s. l. и близких видов являются длина язычка и характер его поверхности, длина колоска и характер поверхности его оси. Поскольку в диагнозе *P. sibirica* subsp. *uralensis* Tzvelev ничего не говорится об опуше-

нии язычка, можно предположить, что этот подвид *P. sibirica* отличается от *P. insignis* только по этому признаку.

Поскольку описанные виды и подвид имеют определенные морфологические отличия, для некоторого прояснения картины были предприняты исследования изменчивости наиболее важных признаков, используемых в систематике *P. sibirica* s. l.

Исследование поверхности оси колоска показало, что в той или иной мере опушенная или покрытая бугорками ось встречается у *P. sibirica* даже чаще, чем гладкая, – так, из 76 исследованных особей только у 28.36 % ось колоска оказалась голой и гладкой, причем в распространении этих особей не было отмечено никакой географической, высотной или климатической закономерности.

Исследование поверхности веточек метелки показало, что у преобладающего большинства высокогорных особей веточки метелки были гладкими или почти гладкими, в то время как у лесных – покрыты шипиками, часто довольно длинными и густыми. Исключение составили забайкальские мятлики – там особи с гладкими или почти гладкими веточками нередко встречались и в нижних поясах гор.

Просмотр более 400 гербарных листов *P. sibirica* показал, что, как и большинство мятликов, все они имеют в той или иной мере опушенный язычок (исследовался язычок верхнего листа, где опушение бывает минимальным). В целом по опушению язычка все исследованные растения можно разделить на три группы, связанные переходными формами.

У особей первой группы опушение развито очень слабо и в основном представлено короткими мягкими трихомами, длина которых почти не превышает толщину. Представители этой группы широко распространены по всей Сибири. Для второй группы характерно равномерное опушение волосками не более 0.06 мм. Эта группа имеет более узкое распространение и практически не встречается в Восточной Сибири. И, наконец, к третьей группе относятся особи с язычками, равномерно опушенными длинными спутанными волосками, длина которых у язычков верхних листьев в отдельных случаях достигает 0.25 мм, а у нижних бывает и больше. Представители этой группы встречаются главным образом на Алтае и прилегающих районах Кузнецкого Алатау (известно 20 местонахождений). Вместе с тем далеко не всегда у особей с густо и длинно опушенным язычком наблюдается опушенная ось колоска. В своем распространении представители третьей группы обыкновенно приурочены к верхней границе леса – лиственничным лесам, их полянам, субальпийским и реже альпийским лугам. Как правило, это растения характерного для *P. insignis* морфологического типа, однако среди них встречаются и относительно маломощные и узколистные формы, и вообще между этой группой и остальными наблюдаются переходные формы.

Просмотр гербарных материалов по секции *Macropoa* показал, что длинное опушение язычка нередко встречается у особей кавказского высокогорного *P. longifolia*, имеющего, однако, в отличие от диплоидного *P. sibirica*, $2n = 42, 43$ (Almgard, 1960; Hartung, 1946). Хромосомные числа *P. insignis* подсчитать не удалось, но можно предположить его гибридную природу и в качестве одного из предков – вид рода *P. longifolia*, к настоящему времени, возможно, уже вымерший.

Исследование основных количественных признаков показало, что на всем протяжении сибирской части ареала, занимаемого *P. sibirica* s. l., они варьируют в следующих пределах: длина язычка – от 0.5 до 3.4 мм (единственный экземпляр имел язычок длиной 4 мм), ширина листовой пластинки (верхний лист) – от 1.7 до 6 мм, длина колоска – от 3.9 до 6.6 мм, толщина стебля в нижнем узле от – 1 до 4 мм. Приблизительно такие же пределы варьирования перечисленных признаков наблюдались и по отдельным районам – на Алтае, в Красноярском крае и Забайкалье.

Поскольку в систематике большое значение имеют корреляции признаков, были исследованы связи между такими важными признаками, как длина язычка, ширина листовая пластинки и длина колоска. В результате выявился вполне объяснимый высокий уровень корреляции между шириной листа и длиной язычка ($r = 0.56$) и низкий между шириной листа и длиной колоска и длиной язычка и длиной колоска (соответственно $r = 0.19$ и $r = 0.22$). На графиках (рис. 3.11) видно, что у большинства особей длина язычка превышает значения, указанные Р.Ю. Рожевицем (табл. 3.12), и что данные состояния признаков встречаются в самых разнообразных сочетаниях и невозможно выделить морфологически обособленные группы, сочетающие определенные параметры листовой пластинки, язычка и колоска, как того требует систематика. Длина волосков на язычке обнаруживает только географическую закономерность распределения, слабо коррелируя и с общей высотой, и с длиной язычка или колоска.

Таблица 3.12. Морфологические различия между *Poa sibirica* и близкими таксонами

Признак	<i>P. sibirica</i> Roshev.*	<i>P. insignis</i> Litv.**	<i>P. sibirica</i> subsp. <i>uralensis</i> Tzvelev***
Высота растения (см)	50–120	120	–
Ширина листьев (мм)	2–5	До 5	4–8
Длина язычка (мм)	1	1.5	2.5–5
Характер поверхности язычка	–	Волосистый	–
Поверхность веточек метелки	–	Шероховатая	–
Число цветков в колоске	3–4	1–2	–
Длина колоска (мм)	3.5–6.5	4–4.5	–
Ось колоска	–	Шероховатая	–
Длина нижней цветковой чешуи (мм)	–	4	4–5

Примечание. * – Р.Ю. Рожевиц (1934); ** – Д.И. Литвинов (1934); *** – Н.Н. Цвелев (1972б).

Вместе с тем исследования показали, что на Алтае и на юге Красноярского края относительно часто встречаются растения, морфологически соответствующие типовому образцу *P. sibirica* subsp. *uralensis*, хранящемуся в Санкт-Петербурге (ЛЕ): высокие и крепкие, большей частью с одиночными побегами, часто покрытыми шипиками или даже опушенными влагалищами нижних листьев, относительно короткими и широкими листовыми пластинками (причем пластинки верхних листьев намного длиннее нижних), и относительно крупными колосками; в Забайкалье такое растение встретилось лишь однажды (Читинская обл., Улетовский р-н, окр. курорта Кука, березовый лес. 23 VI 1962. Л.П. Сергиевская, П.Н. Крылов, И.И. Панарин; ТК). Там, в отличие от Западной и Приенисейской Сибири, преобладали относительно невысокие (приблизительно 60 см), гладкие дернистые растения с многочисленными узколистными побегами возобновления, небольшими раскидистыми, нередко темноокрашенными метелками с тонкими и гладкими веточками и относительно мелкими (4–4.5 мм) колосками, однако эти хорошо различающиеся крайние группы связаны многочисленными переходными формами.

Таким образом, детальные исследования *P. sibirica* s. l. на территории Сибири выявили высокий полиморфизм этого вида. Среди огромного разнообразия материала выделялось несколько морфологических типов, которые связаны между собой многочисленными переходными формами.

Особый интерес представляет форма с длинным опушением поверхности язычка, имеющая в Сибири ограниченное распространение. Отсутствие строгой обособленности по многим морфологическим признакам и наличие переходных форм не

позволяют придать ей ранг вида, однако, учитывая ее морфологические и географические особенности и явно гибридогенный характер, ее можно рассматривать в качестве подвида. Что касается *P. sibirica* subsp. *uralensis*, то можно сказать, что на территории Сибири присутствуют отдельные особи этого морфологического типа. Тем не менее, в отличие от Южного Урала, где этот подвид еще сохраняет неко-

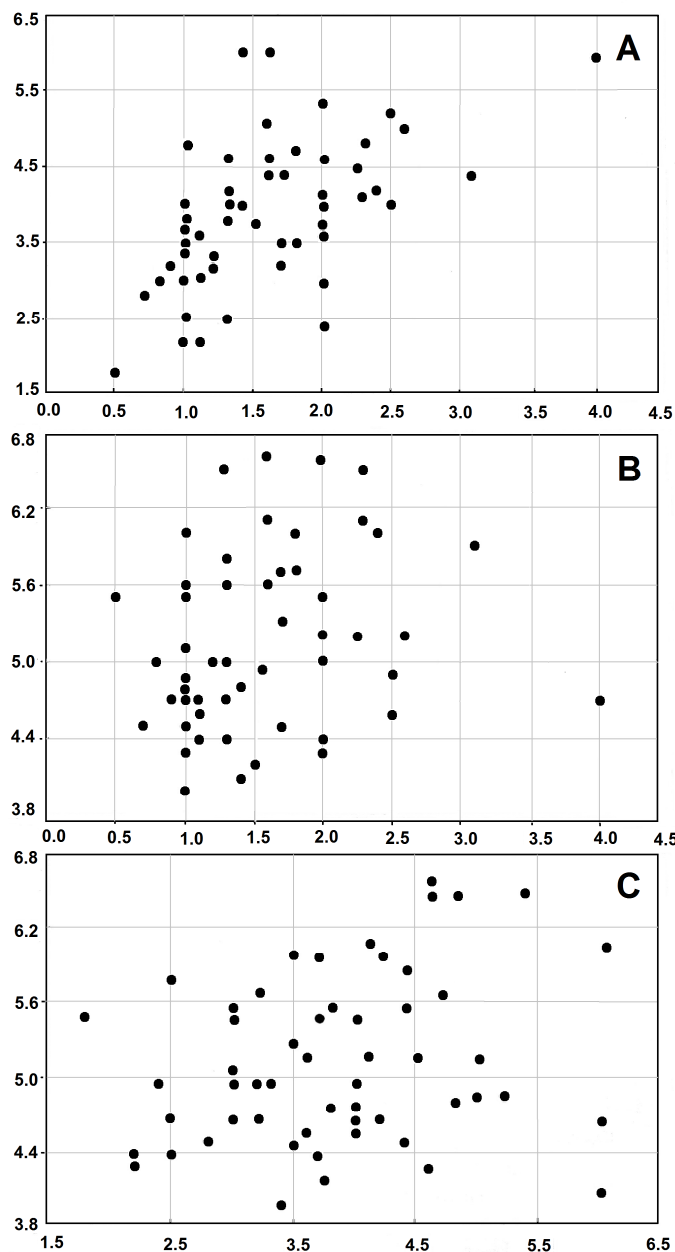


Рис. 3.11. Размещение объектов *Poa sibirica* в плоскости координат двух признаков:

А – длина язычка (ось абсцисс) – ширина листовой пластинки (ось ординат); В – длина язычка (ось абсцисс) – длина колоска (ось ординат); С – ширина листовой пластинки (ось абсцисс) – длина колоска (ось ординат)

торую морфологическую обособленность, в Сибири он уже почти полностью поглощен *P. sibirica*, хотя на Алтае и особенно в южной части Красноярского края еще сохраняются отдельные особи этого явно гибридогенного таксона с одинокими толстыми стеблями, короткими и широкими листьями, нижними цветковыми чешуями с одиночными волосками на каллусе нижней цветковой чешуи (у *P. sibirica*, как и у всех представителей секции *Macropoa*, нижние цветковые чешуи всегда голые). С другой стороны, такой мощный рост может быть обусловлен полиплоидией, и уральские и сибирские особи могли возникнуть независимо и полиотно.

Исследования высокогорной группы *P. sibirica* показали, что веточки метелки у большинства особей были голыми, и нередко встречались особи с крупными колосками. Вместе с тем просмотр большого гербарного материала показал, что между лесной

и альпийской группами имеются некоторые морфологические различия. Для проверки этой гипотезы был предпринят дискриминантный анализ двух выборок *P. sibirica* –

альпийской (гольцовой) ($n = 25$) и лесной ($n = 29$) по 21 количественному признаку (по техническим причинам в анализ была введена выборка морфологически близкой популяции *P. pratensis* x *sibirica* из Актру – признаки перечислены в гл. 2). Анализ выявил значительную обособленность альпийской и лесной выборок (рис. 3.12) и высокое соответствие заранее заданных поясных групп морфологическим, полученным в результате переклассификации на основании введенных значений признаков. Так, для альпийской группы оно составило 84.00 %, а для лесной – 93.10 % (выборка из Актру показала 100%-ную обособленность). При этом амплитуды варьирования всех включенных в анализ признаков в значительной мере перекрывались и статистически достоверные различия были обнаружены только по V1–V3, V13 и V14. В результате пошагового дискриминантного анализа было выявлено 8 наиболее существенных признаков (V1–V3, V5, V7, V14, V17 и V19), позволяющих удовлетворительно разделить альпийскую и лесную выборки *P. sibirica*. Соответствие географических групп морфологическим в результате разделения по этим признакам составило для альпийской выборки 88.00 %, а для лесной – 75.86 %. Таким образом, морфологические различия между группами несомненно имеются, и они выходят за рамки чисто экологически обусловленных различий, так как затрагивают генеративные признаки. Вместе с тем эти очевидные морфологические различия проявляются только по большому числу признаков (в анализе использовался 21 признак), и нет ни одного, по которым различия сохранились хотя бы на уровне 75 %.

Поскольку морфологические различия между лесной и высокогорной расами ярко не выражены, мы не можем придать им ранг подвида, но, поскольку как экологические, так и морфологические различия все же имеются, считаем возможным пока придать высокогорной экологической расе ранг разновидности. Таким образом, детальные исследования *P. sibirica* s. l. на территории Сибири выявили высокий полиморфизм этого вида. Среди огромного разнообразия выделялось несколько морфологических типов, степень обособленности

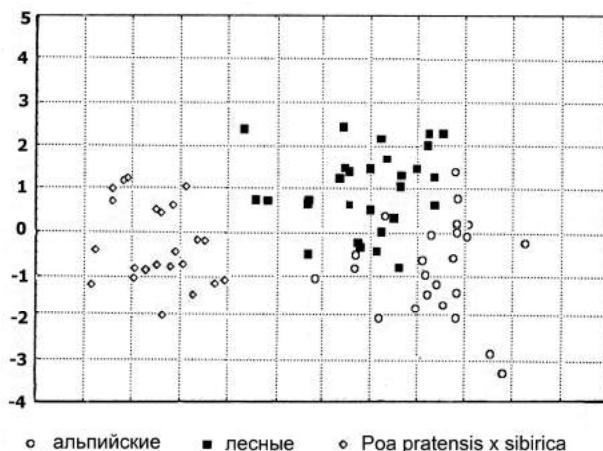


Рис. 3.12. Проекция объектов *Poa sibirica* в осях I (ось абсцисс) и II (ось ординат) канонических переменных, полученных в результате дискриминантного анализа по 21 признаку

которых нуждается в выяснении с помощью альтернативных методов. До выяснения деталей предлагается рассматривать *P. insignis* как слабо дифференцированный вид в пределах агрегата *P. sibirica* и до выяснения их родства относить к нему мощные среднегорные популяции, трактуемые в литературе как *P. insignis* и *P. sibirica* subsp. *uralensis*. При этом предлагается различать три формы по признаку опушения язычка. Возможно, более детальные исследования позволят изменить их ранг, но пока не обнаружено никакой корреляции между характером поверхности язычка с другими морфологическими признаками.

В секции *Stenopoa*, наиболее крупной и трудной в систематическом отношении, на протяжении двухсот лет было описано множество видов, подвигов, разновидностей и форм, много раз менялись представления как об объеме видов,

так и о таксономическом ранге входящих в секцию морф, и ныне эта секция представляет собой систему тесно связанных между собой видов и форм неясного таксономического ранга.

Высокий полиморфизм секции *Stenopoa*, неясные границы между входящими в нее видами, обилие форм, сочетающих признаки двух и более видов, заставляют рассматривать даже не отдельные агрегаты, а эколого-морфологические группы. Допуская, что эволюция в секции шла по пути ксероморфогенеза (Цвелев, 19726; Серебрякова, 1974), представляется возможным подразделить виды секции на четыре эволюционно-морфологические группы (см. гл. 2). Маркером групп является высота расположения верхнего узла на стебле. Это вполне, хотя и не абсолютно стабильный признак, предложенный Н.Н. Цвелевым (1976а). В качестве дополнительных используются соотношение между длиной листовой пластинки и влагалища верхнего стеблевого листа, соотношение между длиной метелки и ее наиболее длинной веточки. Такое подразделение, определяющее степень ксероморфности и ксерофильности входящих в эти группы видов, указывает не только на уровень развития входящих в них видов. Поскольку многие мятлики секции являются доминантами растительных сообществ, при трудностях с определением видовой принадлежности (в силу развития гибридизационных процессов и апомиксиса сделать это иногда бывает очень сложно), принадлежность доминантов к той или иной группе может являться хорошим показателем для характеристики сообществ.

I группа – мезоморфные растения – верхний узел на середине стебля и выше, метелки широкие, с веточками, превышающими половину длины метелки, мягкими и плоскими листовыми пластинками, превышающими длину влагалищ.

Aggr. *P. nemoralis*. Являясь одним из наиболее древних по происхождению, *P. nemoralis* отличается очень высоким полиморфизмом, обусловленным переходом к апомиксису. У него отмечаются наиболее высокие и разнообразные хромосомные числа, в этом отношении он уступает только *P. glauca*.

Типичным *P. nemoralis* считается мезофильное растение с верхним узлом, расположенным на середине стебля или немного выше, длинными плоскими листовыми пластинками, очень коротким, короче 1 мм, язычком, удлинённой многоколосковой метелкой, колосками 3–5 (6) мм длины с опушенной осью, нижними цветковыми чешуями с хорошо выраженным пучком длинных извилистых волосков на каллусе. Однако даже в этих рамках встречается множество вариаций, описано множество разновидностей. Только для Средней Европы G. Hegi (1906) приводит 12 разновидностей, различающихся по общей высоте и мощности растения, размером и форме метелки и размерам цветков. R. Portal и J.-E. Loiseau (2005) отмечают для Франции, Бельгии и Швейцарии 10 разновидностей этого вида. В разные годы делалось множество безуспешных попыток разделить этот гигантский полиморфный вид на более мелкие и мономорфные виды.

По-видимому, вид легко вступает в гибридизационные отношения с близкими видами. Известны гибриды, а скорее всего гибридогенные популяции, между *P. nemoralis* и *P. compressa* L., описанные как *P. figertii* Grh. (Gerhardt von, 1892), *P. nemoralis* и *P. palustris*, описанные как *P. intricata* Wein (Wein, 1911) Просмотр гербарных материалов позволяет предполагать гибридизационные процессы между *P. nemoralis* и *P. glauca* на территории Скандинавии (Олонова, 1998а). *Poa subpolaris* Kuwaeв из Приполярного Урала также имеет предположительно гибридное происхождение с участием *P. glauca*, но, поскольку морфологически он явно ближе к *P. nemoralis* (в частности, верхний узел расположен на середине стебля), можно предполагать и более близкое генетическое сходство с этим видом. Поэтому до выяснения его действительного родства он рассматривается в составе агрегата *P. nemoralis*.

В Сибири *P. nemoralis* отличается высоким полиморфизмом: П.Н. Крылов (1928) приводит для Западной Сибири шесть разновидностей этого вида (включая var. *urs-sulensis* (Trin.) Griseb., позднее восстановленную в ранге вида). В.В. Ревердатто (1964) для Приенисейской Сибири и Л.П. Сергиевская (1969) для Забайкалья отмечают соответственно 5 и 3 разновидности. Тем не менее в Сибири вид достаточно редок. Просмотр гербарных коллекций и наблюдения в природе показали, что большинство популяций на территории Сибири, по-видимому, испытало влияние *P. palustris*. Можно предполагать, что более или менее чистые популяции *P. nemoralis* сохранились только в местах, известных как рефугиумы третичных неморальных реликтов, – на Алтае, в Кузнецком Алатау, на Хамар-Дабане.

Обширные сибирские материалы, сочетающие опушенную ось колоска с относительно коротким (0.6–1.2 мм) язычком, Н.Н. Цвелев (2009) описал как *P. orientalis*, возможно гибридного (*P. palustris* × *P. nemoralis*) происхождения, с чем нельзя не согласиться. Возражение вызывает лишь название – под таким именем в 1884 г. уже был описан мятлик, позднее переведенный в род *Eragrostis* (Soreng, TROPICOS). Несмотря на предполагаемое гибридное происхождение, этот вид значительно ближе к *P. nemoralis*, поэтому до выяснения взаимоотношений этих видов на генетическом уровне он рассматривается в составе этого агрегата.

Вместе с тем вызывает сомнение нахождение на территории Сибири другого близкого к *P. nemoralis* вида – *P. korshunensis* Golosk. Этот вид был описан В.П. Голоскоковым из Джунгарского Алатау (Бас. р. Коксу, правобережье нижнего течения р. Коржун, на дне родникового отщелка. 22 V 1948. В. Голоскоков; LE!). Н.Н. Цвелев (1976а) приводит его для Сибири (Ю-В Алтай) в ранге подвида – *P. nemoralis* subsp. *korshunensis* (Golosk.) Tzvelev. Тем не менее А.П. Гамаюнова (1956) во «Флоре Казахстана» отмечает этот вид как эндемик, не указывая его для Алтая. Этот вид отличается от *P. nemoralis* почти полным отсутствием пучка волосков на каллусе нижней цветковой чешуи. Вопрос о том, правомерно ли выделение популяций *P. korshunensis* в качестве самостоятельного таксона, нельзя решить без специального исследования среднеазиатских материалов на популяционном уровне, а о том, как распространены мятлики с таким сочетанием признаков в Сибири, уже говорилось в гл. 2. Другой близкий к *P. nemoralis* вид – *P. tanfiljewii* – будет рассмотрен в составе гибридогенного агрегата *P. balfouri*.

Aggr. *P. palustris*. Центральный вид этого агрегата – мезофильное растение с верхним узлом, расположенным на середине стебля или немного выше, длинными плоскими листовыми пластинками, длинным, обыкновенно превышающим 2 мм, язычком, удлинённой многоколосковой метелкой, колосками 3–5 (6) мм длины с голой осью, нижними цветковыми чешуями с хорошо выраженным пучком длинных извилистых волосков на каллусе. Этот вид также является очень полиморфным (Олонова, 2010). Он представлен несколькими кариологическими расами, имеет сложную внутривидовую структуру и наряду с *P. nemoralis* является одним из наиболее полиморфных видов секции. По данным А. Chase, C.D. Nils (1962), еще в середине прошлого века было описано более 25 внутривидовых таксонов этого вида. П.Н. Крылов (1928) приводит для Западной Сибири три разновидности этого вида, В.В. Ревердатто (1964) для Приенисейской Сибири и Л.П. Сергиевская (1969) для Забайкалья отмечают соответственно 5 и 4 разновидности. Тем не менее по-прежнему остается актуальным мнение Н.Н. Цвелева (1964), высказанное им в «Арктической флоре СССР», что этот вид отличается большим полиморфизмом, хотя пока не поддается удовлетворительному расчленению на более мелкие, но более постоянные по морфологическим признакам таксономические единицы.

Растения, которые по морфологическим признакам относятся к *P. palustris*, часто представляют собой неоднородную группу и в экологическом отношении. Так,

в Кузнецком Алатау, в окрестностях пос. Новый Бериккуль, на относительно сухом южном закустаренном склоне, в условиях, не вполне типичных для *P. palustris*, была обнаружена популяция мятликов, которая по морфологическим признакам (длинный язычок, голая ось колоска, верхний узел около середины стебля, но иногда немного ниже, пластинки верхних листьев длинные, превышающие длину влагалища или равные ему, мягкие и плоские) может быть отнесена только к этому виду, обыкновенно произрастающему в иных условиях увлажнения. Изучение экологических условий данного склона по методике, предложенной Л.Г. Раменским (Раменский и др., 1956), сравнение их с обычными местообитаниями *P. palustris* в данном районе показали, что эти условия действительно существенно различаются (экологические формулы выводились методом двойного пересчета). Расчеты показали, что большинство ценопопуляций *P. palustris*, обитающих в окрестностях этого поселка, произрастает в местах с увлажнением с 62-й по 83-ю ступень с оптимумом на 70-й ступени. В то же время на склоне, где была обнаружена упомянутая популяция *P. palustris*, увлажнение соответствовало 51–79-й ступеням с оптимумом на 62-й ступени (рис. 3.14). Таким образом, разница между оптимумами этих популяций составила 8 ступеней, что обычно характерно для разницы между двумя экологическими группами. Другими словами, *P. palustris* там представлен двумя экологическими расами (Олонова, 1998г).

Несмотря на устоявшееся мнение, что на большой территории Сибири *P. palustris* в результате интрогрессивной гибридизации практически поглотил *P. nemoralis*, участие в этом процессе не прошло бесследно и для самого *P. palustris*. В результате в Сибири, как и в районах северо-восточной Европы (Цвелев, 1964, 1972б), популяции, образовавшиеся в результате интрогрессивной гибридизации этих видов, оказались более жизнеспособными, следствием чего является не только отсутствие четких границ между видами, но и заметное преобладание предположительно гибридогенных популяций над чистыми. Исследования сибирского материала показали, что, вероятно, в результате интрогрессивной гибридизации границы между *P. palustris* и *P. nemoralis* были существенно размыты и большинство исследованных популяций *P. palustris* содержит особи, в той или иной мере приближающиеся к *P. nemoralis* (Олонова, 2001).

Aggr. x *P. intricata* Wein (*P. palustris* x *P. nemoralis*). Н.Н. Цвелев (1974) отмечает, что смещение границ ареалов *P. palustris* и *P. nemoralis*, имевшее место в плейстоцене, обусловило широкие возможности для гибридизации между этими видами. Вследствие этого на территории северо-востока Европы огромное число популяций как *P. palustris*, так и *P. nemoralis* имеет явно гибридогенный характер.

Просмотр обширного гербарного материала показал, что в природе встречаются самые разнообразные сочетания состояний признаков-дискриминаторов, и в связи с этим возникло три вопроса: как распространены (хотя бы на территории Сибири) эти состояния? какие их сочетания (морфы) встречаются в природе? и, наконец, как эти морфы распространены в популяциях? Поэтому было предпринято исследование изменчивости основных признаков-дискриминаторов в пределах Сибирского региона. Для выявления географического распределения морф была предпринята попытка нанести на карту закодированные сочетания таких признаков, как длина язычка (различаются три состояния этого признака), оси колоска (голая или опушенная) и характер поверхности каллуса нижней цветковой чешуи (голый или с пучком паутинистых волосков). Каждая такая закодированная комбинация состояний признаков на карте соответствует одной изученной особи (рис. 3.13).

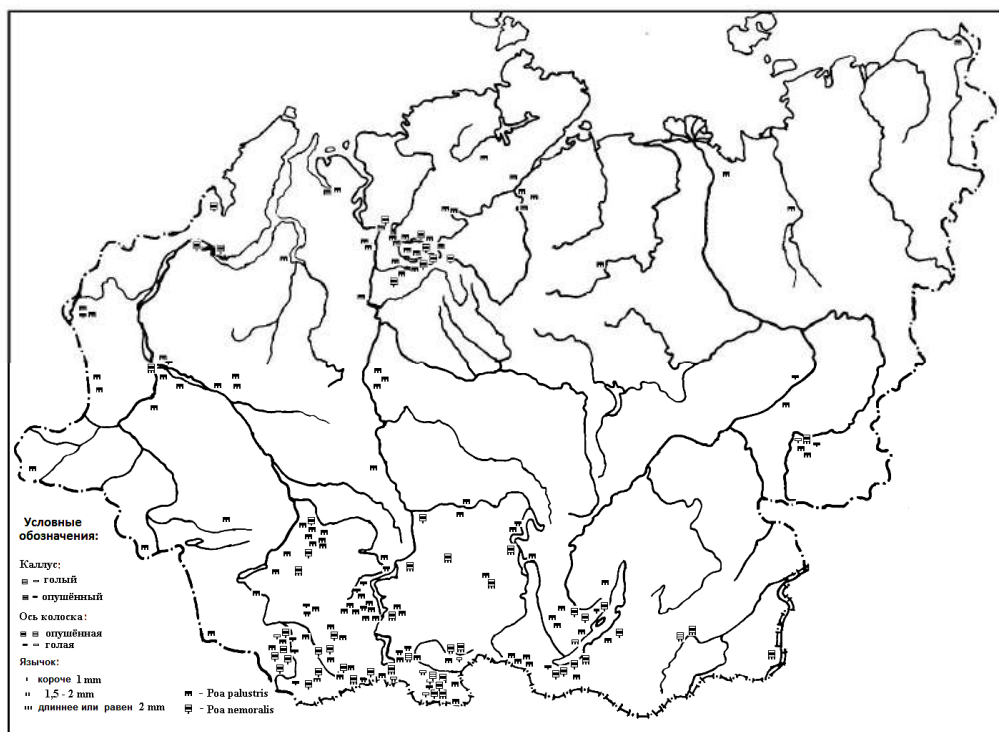


Рис. 3.13. Географическое распространение различных состояний основных диагностических признаков *Poa palustris* и *P. nemoralis* и их комбинаций на территории Сибири

Рассмотрение изменчивости характера опушения оси колоска у всех особей, относящихся к I эволюционной группе, как уже сообщалось в гл. 2, показало, что из 174 исследованных особей опушенная ось колоска была отмечена у 52 (29.89 %), а у остальных – голая. При этом 28 (16 % от всех исследованных особей) было отнесено к *P. nemoralis* – виду, отличающемуся опушенной осью колоска и коротким язычком, а 92 (53 %) – к *P. palustris*, у которого ось колоска голая и язычок длинный (более 2 мм). 54 особи (31 % от всех исследованных) носят промежуточный характер. По всей вероятности, они имеют гибридное происхождение. Из этих «промежуточных» – менее половины имеют опушенную ось колоска. С другой стороны, среди всех особей, имеющих опушенные членики колоска, *P. nemoralis* составляет лишь 59%, а 41% имеют другие комбинации признаков. В группе растений с голой осью колоска *P. palustris* составляет 91% и только 9% особей носят промежуточный характер. Таким образом, в I группе фен опушения оси колоска менее стабилен, чем фен отсутствия опушения, и его взаимосвязь с другими исследуемыми признаками слабее. Этим подтверждается мнение Н.Н. Цвелева (1976а), что *P. nemoralis* в Сибири испытал влияние интрогрессивной гибридизации со стороны *P. palustris*.

Среди мятликов I группы встречаются особи как с коротким язычком (*P. nemoralis*), так и с длинным (*P. palustris*). Преобладают особи с длинным язычком (76.9%), 20% составляют особи с коротким язычком и 3.1% носят промежуточный характер, имея язычок средней длины.

Наибольшая концентрация особей, имеющих опушенную ось колоска, отмечалась в южной части изучаемой территории (горы Южной Сибири). Однако если на Алтае это в основном особи, опушенная ось у которых сочетается с коротким язычком (*P. nemoralis*), то на юге Приенисейской Сибири и Читинской области преобла-

дают растения с опушенной осью колоска и длинным (более 2 мм) язычком. Изредка встречается форма, отличающаяся от предыдущей только голым каллусом нижней цветковой чешуи, не связанная ни с определенными экологическими, ни географическими условиями. У мятликов с голой осью колоска наряду с особями с длинным язычком (*P. palustris*) встречаются особи с коротким язычком, с пучком длинных извилистых волосков на каллусе и без него, однако это единичные особи, безреальные формы (рис. 3.13).

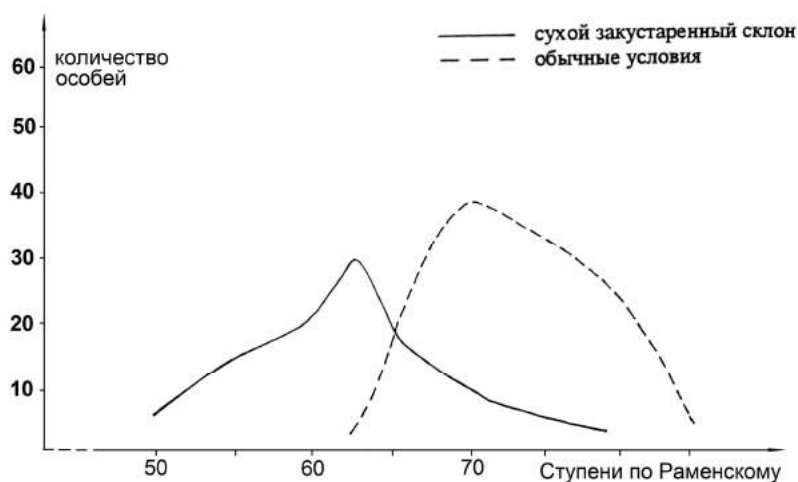


Рис. 3.14. Экологические кривые увлажнения двух популяций *Poa palustris*

Немалое число мезоморфных мятликов сочетает в разных комбинациях признаки *P. palustris* и *P. nemoralis*: короткий язычок и голую ось колоска или длинный язычок и опушенную ось колоска. В ряде случаев при этом наблюдается и голый каллус нижней цветковой чешуи (рис. 3.13). Среди таких «промежуточных» форм наибольшее распространение имеет форма с длинным язычком и опушенной осью колоска, встречающаяся по всей Сибири. Формы с коротким и средним язычком и голой осью колоска встречаются значительно реже и еще реже с коротким язычком, голой осью колоска и голым каллусом нижней цветковой чешуи.

Наибольшее фенетическое разнообразие этой группы мятликов наблюдается на южном побережье оз. Байкал и на территории Тувы. Нередко там встречается форма, сочетающая длинный язычок и опушенную ось колоска. В основном она характерна для Восточной и Приенисейской Сибири, а западнее 107° в.д. встречается крайне редко. Такое разнообразие можно объяснить горным рельефом, способствующим изоляции популяций, и расположением этой территории на стыке флористических областей.

Предварительное исследование гербарных материалов показало, что у разных особей, смонтированных на одном гербарном листе, нередко сочетались признаки как *P. palustris*, так и *P. nemoralis*. Это позволяет предполагать и высокое внутривидовое разнообразие. Для того чтобы выявить уровень внутривидового разнообразия хотя бы на равнинной территории Западной Сибири, отличающейся, как и равнинные территории в целом, относительно низким уровнем морфологического разнообразия видов, было предпринято популяционное исследование западно-сибирских популяций *P. palustris* и *P. nemoralis*. Всего было сделано и изучено 23 выборки из 6 популяций из Томской и Новосибирской областей (табл. 3.13).

Изучение изменчивости основных качественных признаков на популяционном уровне выявило их высокую неоднородность (рис. 3.15). В популяциях 2 и 3 были

обнаружены морфотипы обоих родительских видов, а также и «промежуточные» формы. Особи, сочетающие признаки обоих родителей, с разной частотой были обнаружены почти во всех исследованных популяциях, что позволяет предположить их гибридную природу. При этом число особей с комбинацией признаков, характерной для *P. palustris*, существенно превышало таковую для *P. nemoralis*.

Таблица 3.13. Исследованные природные гибридогенные популяции *Poa palustris* x *nemoralis* на территории Западной Сибири (n – размер выборки)

№ популяции	Местонахождение	№ ценопопуляции	Местообитание	n
1	Томская обл., южные окр. пос. Богашево	1	Кедровый лес	29
		2	Смешанный лес	26
		3	Кедровый лес	26
		4	Разреженный ивняк по берегу ручья	28
		5	Сосновые лесопосадки	26
		6	Смешанный разнотравный лес	26
		7	Опушка лесопосадок	26
		8	Разнотравно-злаковый луг	26
		9	Злаково-разнотравный луг	33
2	Томская обл., окр. пос. Аникино	10	Смешанный разнотравный лес	27
		11	Закустаренный южный склон	27
		12	Разнотравно-злаковый остепненный склон	31
		13	Разреженный ивняк	25
3	Новосибирская обл., окр. пос. Которово	14	Суходольный луг	19
		15	Заливной луг	23
		16	Опушка пихтового леса	22
4	Томская обл., окр. с. Семилужки	17	Разнотравно-злаковый луг	28
5	Томская обл., окр. с. Калтай	18	Просека в сосновом лесу	40
		19	Разнотравно-злаковый луг на опушке соснового леса	40
6	Томская обл., Синий Утес	20	Опушка березового леса	40
		21	Березовый лес	31
		22	Закустаренный склон	35
		23	Сырой травянистый склон	26
7	Краснодарский кр., окр. г. Краснодара	24	Дубовая роща	39

Исследование частот отдельных состояний качественных признаков, по которым различаются *P. palustris* и *P. nemoralis*, также показало их изменчивость почти во всех исследованных популяциях. Почти во всех из них встречались особи как с голой осью колоска, так и с опушенной (рис. 3.15), причем во всех популяциях особи с голой осью колоска, характерной для бореального *P. palustris*, преобладали. Длина язычка также существенно варьировала во всех шести исследованных популяциях,

причем в четырех из них – 1, 2, 3 и 6 – были обнаружены особи с очень коротким (равным 1 мм и менее) язычком, характерным для *P. nemoralis*. Доля особей с язычком, равным или превышающим 2 мм, характерным для *P. palustris*, была существенно выше во всех популяциях. Лишь популяция 4 оказалась более или менее выровненной по исследованным признакам. Практически все ее особи соответствовали морфотипу *P. palustris*. Тем не менее на графике видно, что и в этой популяции некоторая доля особей имела язычок несколько короче 2 мм. Детальное исследование изменчивости длины язычка на большом гербарном материале и в популяциях показало, что абсолютная длина язычка до некоторой степени зависит от мощности всего растения и даже в чистых популяциях *P. palustris* у слабо развитых, мелких и угнетенных особей язычок нередко бывает немного короче 2 мм. В данном случае большее значение имеет форма язычка, одной из характеристик которой может служить

соотношение между длиной язычка и шириной основания листа.

Интересно, что в популяциях 2 и 3 были обнаружены особи с голым каллусом нижней цветковой чешуи. Это состояние признака широко распространено у видов ксерофильной группы, а у мезофильных встречается достаточно редко (Олонова, 19926). Исследования изменчивости ключевых признаков в пределах отдельных ценопопуляций также выявили картину беспорядочного варьирования (рис. 3.16). Особенно сильно это проявилось в аникинской популяции, где наблюдался наиболее высокий полиморфизм. И напротив, обе ценопопуляции калтайской популяции оказались практически сходными по частоте встречаемости морф. Достаточ-

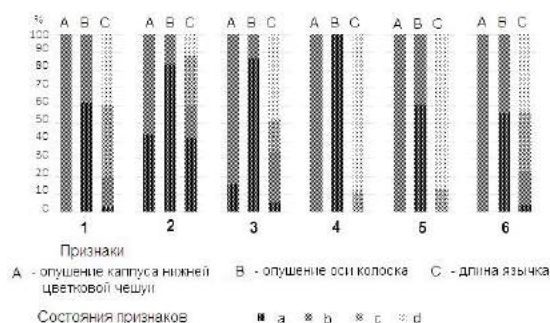


Рис. 3.15. Частоты встречаемости состояний основных качественных признаков *Poa palustris* и *P. nemoralis* в популяциях 1–6:

A: a – каллус голый; b – опушенный; B: a – ось колоска голая; b – опушенная; C: a – язычок верхнего листа равный или менее 1 мм; b – более 1 мм, но менее 1.5 мм; c – равный или более 1.5 мм, но менее 2; d – равный или более 2 мм

но однородной оказалась богашевская популяция: все 9 входящих в нее ценопопуляций слабо различались по частотам встречаемости состояний исследуемых признаков. Проведенное детальное исследование не выявило и приуроченности отдельных морф к условиям обитания.

Эти исследования дают представление о варьировании отдельных качественных признаков, в то время как у видов они взаимосвязаны и каждый отдельно взятый признак внутри вида может изменяться лишь настолько, насколько это оказывается возможным в пределах имеющихся связей, которые образовались в ходе приспособления и обособления видов. Внутривидовая дивергенция затрагивает в первую очередь не сами признаки, а взаимосвязь между ними (Берг, 1959, 1964; Шмальгаузен, 1968). Как отмечает А.К. Сытин (2009), возникновение вида – событие, наступающее вследствие качественной реорганизации генома. Целостность вида определяется взаимодействием всего комплекса признаков, которые корректируются эпистатическими механизмами. Образование нового таксона не добавляет к диагнозу уже описанного вида одного или двух новых признаков, а вызывает перестройку всей их системы. Гибридизация нарушает взаимосвязи между признаками и приводит к их разбалансированности. Исследования показали, что лишь в популяции 4 все исследованные образцы морфологически относятся к одному виду. Во всех остальных

число «промежуточных» особей, сочетающих признаки обоих видов, намного превосходило число особей, которые можно было однозначно отнести к *P. palustris* либо к *P. nemoralis* (рис. 3.17). Анализ изменчивости качественных признаков показал, что они варьируют несогласованно, хаотично, связи между ними нарушены. Коэффициент корреляции между двумя основными дискриминаторами – длиной язычка и опушением оси колоска – оказался чрезвычайно низким и составил всего 0,07. Все это позволяет предполагать гибридную природу этих популяций.

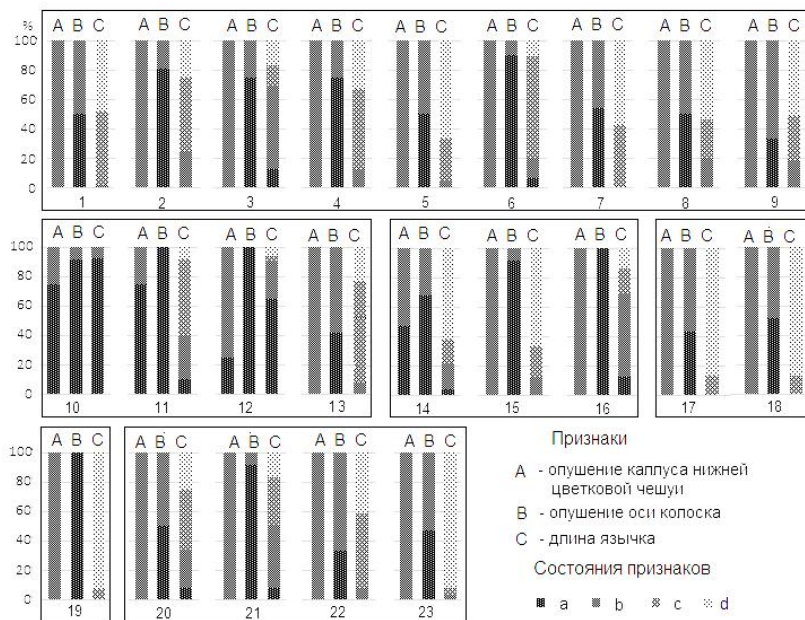


Рис. 3.16. Частоты встречаемости состояний основных качественных признаков *Poa palustris* и *P. nemoralis* в различных ценопопуляциях (1 – 23) популяций (I – IV):

A: a – каллус голый; b – опушенный; B: a – ось колоска голая; b – опушенная;

C: a – язычок верхнего листа равный или менее 1 мм; b – более 1 мм, но менее 1.5 мм;

c – равный или более 1.5 мм, но менее 2; d – равный или более 2 мм

Для того чтобы получить более полную картину морфологического разнообразия, количественные данные были обработаны методом главных компонент (МГК) и дискриминантного (канонического) анализа. Для выявления положения предположительно гибридогенных популяций относительно не только *P. palustris*, но и *P. nemoralis* в анализ помимо имеющейся «чистой» популяции *P. palustris* была включена «чистая» популяция *P. nemoralis* из Краснодарского края. Анализ главных компонент и факторный анализ выявили следующую картину изменчивости. В координатах I и II ГК все данные представляют собой единый массив, что обусловлено существенным перекрытием полей всех шести популяций, включенных в анализ (рис. 3.18). Анализ показал, что I ГК отражает главным образом изменчивость общего габитуса, а II ГК – характеристики колосковых

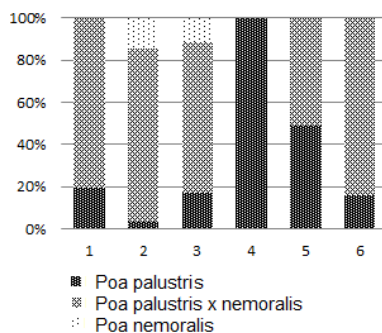


Рис. 3.17. Частоты встречаемости морфологических типов *Poa palustris* и *P. nemoralis* в популяциях 1–6 (см. табл. 3.13)

Анализ показал, что I ГК отражает главным образом изменчивость общего габитуса, а II ГК – характеристики колосковых

и цветковых чешуй (табл. 3.14). График разброса объектов в координатах I и II ГК показал, что популяции *P. palustris* и *P. nemoralis*, обе занимая центральное положение, тем не менее различаются морфологически по I ГК; остальные популяции группируются вокруг них. Богашевская популяция занимает промежуточное положение, несколько отличаясь от обоих видов по II ГК. При этом которовская и калтайская популяции более тяготеют к *P. palustris*, а ядро аникинской, представленное ценопопуляциями 10 и 11, – морфологически ближе к *P. nemoralis*.

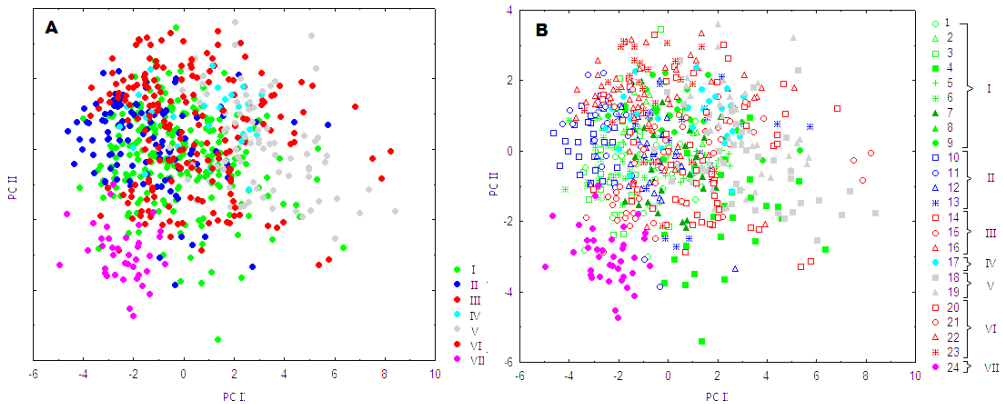


Рис. 3.18. Проекция объектов предположительно гибридных сибирских популяций *Poa palustris* и «эталонной» популяции *P. nemoralis* в осях I (ось абсцисс) и II (ось ординат) главных компонент:

А – 1 – 6 – № сибирских популяций; 7 – эталонная популяция *P. nemoralis* из Краснодарского края; В – 1–23 – № ценопопуляций, I–VI – № популяций (см. табл. 3.13)

Благодаря дифференцированной окраске заметна существенная разница в характере разброса объектов. Она свидетельствует о разном характере изменчивости исследуемых популяций. Одни популяции, как богашевская и семилуженская, относительно однородны, представлены на графике более или менее компактным массивом точек. Другие очень сильно разбросаны, причем это наблюдается даже среди объектов, относящихся к одной ценопопуляции. Наибольший разброс объектов демонстрируют ценопопуляции 14-й и 15-й которовской популяции, в то время как ценопопуляция 16-я представлена относительно компактным массивом в верхней части графика. Особым характером разброса отличается аникинская популяция, у которой отмечались самые высокие изменчивость и полиморфизм по качественным признакам. Массив данных этой популяции представлен четырьмя ценопопуляциями. Лесные ценопопуляции 10-я и 11-я, почти не различаясь между собой, составляют более или менее компактное ядро, занимающее крайнее правое положение и немного вытянутое вдоль первой компоненты. Ценопопуляции 12-я и 13-я, соединяясь с ядром, расходятся в противоположных направлениях, изменяясь и по первой, и по второй компоненте. При этом изоляцию между ними нельзя назвать полной – часть особей ценопопуляции 13-й морфологически оказывается значительно ближе к ценопопуляции 12-й. Лишь частично перекрываются массивы популяций с Синего Утеса и калтайской.

На графике прослеживается частичная изоляция аникинской (2-й), богашевской (1-й) и калтайской (5-й) популяций и «связующее» положение популяции с Синего Утеса (6). Надо отметить, что семилуженская популяция, все особи которой морфологически соответствуют *P. palustris*, размещается почти в центре массива и не отличается особым размахом варьирования.

Таблица 3.14. Коэффициенты корреляции морфологических признаков с I и II осями при анализе главных компонент сибирских популяций *Poa palustris* и *P. nemoralis*. Значения коэффициентов, составляющие менее 0.7, не указаны. Значения признаков V1 – V20 даны в тексте

№ признака	I главная компонента		№ признака	II главная компонента	
V12	Длина наибольшей веточки метелки	0.873	V18	Длина нижней колосковой чешуи	0.843
V5	Длина влагалища верхнего листа	0.840	V16	Длина верхней колосковой чешуи	0.836
V10	Ширина метелки	0.714	V21	Ширина нижней цветковой чешуи	0.778
			V20	Длина нижней цветковой чешуи	0.728
			V19	Ширина нижней колосковой чешуи	0.721
			V14	Число цветков в колоске	0.720

Для проверки гипотезы о морфологическом различии популяций был предпринят дискриминантный анализ. Он подтвердил высокую морфологическую изоляцию 2-й и 1-й популяций, а также некоторую обособленность 4-й популяции (табл. 3.15). Полученное распределение объектов в координатах I и II канонических переменных было обусловлено главным образом такими признаками, как длина стебля от основания до верхнего узла, длина верхнего междоузлия и общая высота растения по первой канонической переменной и длина язычка, верхней и нижней колосковых чешуй по второй. На графике (рис. 3.19) заметна некоторая закономерность в распределении объектов популяций 3, 4 и 5. Наибольшую близость к семилуженской популяции (*P. palustris*) обнаруживает богашевская. Массивы всех популяций частично перекрываются, но у популяций 2 и 5 часть особей морфологически существенно отличается от общего стандарта, и эти отличия обусловлены в основном неадаптивными, высоко детерминированными генетически признаками язычка и размеров колосковых чешуй, имеющими наибольшее влияние на формирование второй канонической переменной.

Как показали исследования, наибольшим полиморфизмом отличалась популяция из окрестностей пос. Аникино. В качестве примера будет приведен подробный анализ ее внутрипопуляционной изменчивости. Популяция представлена четырьмя хорошо различающимися по условиям существования ценопопуляциями (экологическими группами) – из смешанного разнотравного леса, с закустаренного южного склона, с разнотравно-злакового остепненного склона и из ивняка по берегу реки. Все эти выборки находились на одной линии таксономического трансекта и включали местообитания, характерные как для *P. nemoralis*, так и для *P. palustris* (см. табл. 3.13). Морфологически эта популяция отличалась тем, что некоторые ее особи были лишены характерного пучка волосков на каллусе нижней цветковой чешуи. Исследование частот состояний основных качественных признаков выявило различия между отдельными ценопопуляциями. Так, в смешанном лесу у 12 % особей ось колоска оказалась опушенной, на закустаренном, как и на открытом склоне, все особи были с голой осью колоска, и в прибрежном ивняке опушенная ось обнаружена у 57 % исследованных особей (рис. 3.16), хотя, казалось бы, все должно было быть наоборот: лес – характерная среда обитания *P. nemoralis*, обладающего опушенной осью колоска, а в прибрежной части должен бы преобладать *P. palustris*, имеющий голую ось колоска.

Таблица 3.15. Результат дискриминантного анализа сибирских предположительно гибридных популяций (*P. palustris* x *P. nemoralis*) и *P. palustris*. В рядах предварительная классификация (№ популяции), в колонках – наблюдаемая (результат переклассификации)

Группа предварительной классификации (№ популяции)		Соответствие (%)	1	2	3	4	5	6
1	Богашево	80.48781	198	1	0	18	4	25
2	Аникино	76.74419	9	99	6	0	6	9
3	Которово	53.33333	10	2	24	1	1	7
4	Семилужки	60.71429	11	0	0	17	0	0
5	Калтай	77.50000	6	4	1	0	6	7
6	Синий Утес	37.87879	49	25	2	0	6	50
	Общая	68.18182	283	131	33	36	79	98

Голый каллус в выборке из смешанного леса имели 73 % особей, на закустаренной части склона – приблизительно столько же (75 %), на остепненной – всего 23 %, и в разреженном прибрежном ивняке это состояние признака не проявлялось вообще, хотя известно, что особи с голым каллусом нижней цветковой чешуи чаще встречаются у гибридогенных видов, приуроченных к остепненным склонам. Поэтому было бы логично ожидать увеличения доли особей с голым каллусом именно на остепненной, местами каменистой части склона.

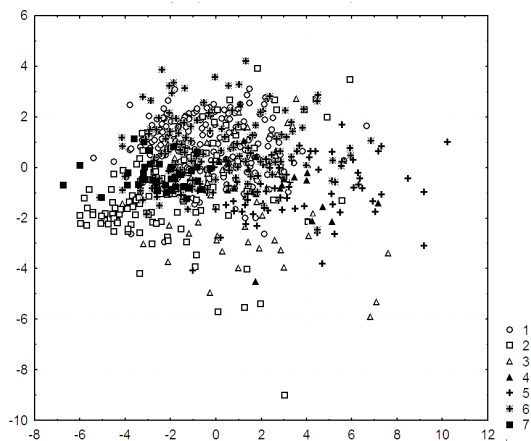


Рис. 3.19. Проекция объектов сибирских предположительно гибридных популяций *Poa palustris* и *P. nemoralis* в осях I (ось абсцисс) и II (ось ординат) канонических переменных, полученных в результате дискриминантного анализа: 1 – 7 – № популяций (см. табл. 3.12)

С очень коротким, менее или равным 1 мм, язычком, характерным для *P. nemoralis*, в 1-й выборке (смешанный лес) оказалось более 33 % особей и менее 7 % с язычком, длина которого не превышала 1.4 мм; во 2-й выборке встречались особи с самым разнообразным язычком, но преобладали (52 %) с длиной от 1.5 до 2 мм; с более длинным язычком, характерным для *P. palustris*, было всего 7 % особей. В 3-й выборке сильно возросла доля особей с очень коротким, менее 1 мм длины, язычком, их доля составила 62 %, в то же время до 3 % понизилась доля особей со средним (от 1.5 до 2 мм) язычком. И, наконец, в 4-й выборке совершенно отсутствуют особи с очень коротким язычком, невелика доля с коротким, от 1 до 1.5 мм (8 %), и довольно много, 35 %, с длинным, превышающим 2 мм.

Дискриминантный анализ выявил следующую картину. По сумме генеративных и вегетативных признаков все четыре выборки неплохо различаются между собой: средняя величина процентного соответствия экологических групп морфологическим (сформированным согласно введенным морфологическим переменным) составляет 83.78 %. При этом наибольшей обособленностью отличается 3-я выборка, а наименьшей, хотя и тоже достаточно высокой – 4-я из зарослей ивняка (соответствие между группами 76.92 %), однако согласно вычисленному расстоянию Махаланобиса она демонстрирует наибольшую удаленность от остальных групп (табл. 3.16).

Наиболее близкими между собой оказались 1-я и 2-я выборки (смешанный лес и закустаренный склон), а 3-я и 4-я приблизительно одинаково удалены как от них, так и друг от друга (рис. 3.20).

Таблица 3.16. Результаты дискриминантного анализа аникинской популяции комплекса *Poa palustris* – *P. nemoralis* и эталонных популяций *P. palustris* и *P. nemoralis*

Классификационная матрица								Расстояние между группами (квадрат Махаланобиса)					
№ группы	% соответствия	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
По сумме генеративных и вегетативных признаков													
1	88.89	24	1	1	0	0	1	0					
2	74.07	5	20	2	0	0	0	4.21	0				
3	90.32	0	2	28	1	0	0	13.55	14.10	0			
4	76.92	3	0	2	20	0	1	17.62	13.90	15.20	0		
5	100	0	0	0	0	33	0	72.43	70.93	53.75	76.03	0	
6	100	0	0	0	0	0	27	28.55	29.30	28.80	29.14	70.15	0
Общ.	88.89	32	23	33	21	33	29						

Условные обозначения: 1 – смешанный разнотравный лес; 2 – закустаренный южный склон; 3 – разнотравно-злаковый остепненный склон; 4 – разреженный ивняк; 5 – *P. nemoralis*; 6 – *P. palustris*.

Анализ дискриминации экологических групп по генеративным признакам также выявил довольно высокую степень их обособленности (в среднем соответствие между группами составило 72.97 %), однако наиболее обособленной по этим признакам оказалась выборка из ивовых зарослей, проявившая обособленность и по качественным признакам: характеру поверхности оси колоска и каллуса нижней цветковой чешуи. Наименее обособленной оказалась лесная выборка, члены которой вошли во все морфологические группы – наибольшее число – 8 – во 2-ю (морфологический тип выборки из зарослей кустарников) и 1 (ивовые заросли). Вторая выборка оказалась морфологически изолированной от 3-й, слабо связана с 4-й и довольно сильно с 1-й, куда в результате переклассификации вошло пять особей (табл. 3.16). Матрица расстояний Махаланобиса между выборками также подтверждает это. Таким образом, 4-я выборка в целом хотя и имеет большинство особей с опушенной осью колоска, по длине язычка не может быть отнесена к *P. nemoralis*. Ана-

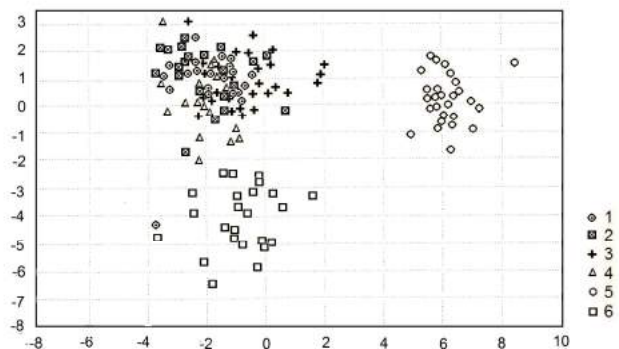


Рис. 3.20. Проекция объектов различных ценопопуляций аникинской популяции Aggr. x *P. intricata* в осях I (ось абсцисс) и II (ось ординат) канонических переменных, полученных в результате дискриминантного анализа

лиз качественных признаков показывает, что в этой популяции основные качественные признаки варьируют хаотично и несогласованно, что может объясняться гибридной природой аникинской популяции, а различия в частотах – начавшейся дивергенцией этих ценопопуляций на генетическом уровне.

Проведенные исследования комплекса в целом не выявили четких морфологических границ между *P. nemoralis* и *P. palustris*, тем не менее позволили установить, с одной стороны, сдвиг облака предположительно гибридогенных особей в сторону *P. palustris* и их значительное перекрытие (рис. 3.21). С другой стороны, была выявлена очень слабая дифференциация гибридной зоны. Облака морфологически чистых *P. palustris* и *P. nemoralis* также перекрываются в верхней левой части графика. Это может определить гибридную природу небольшого числа особей, которые формально, только на основании двух ключевых признаков, были отнесены к одному из родительских видов. Разброс объектов в осях двух основных дискриминаторов – длины язычка и характера оси колоска – показал пределы их изменчивости, непрерывную изменчивость длины язычка и отсутствие гиатуса по этим признакам у мезоморфных видов секции *Stenopoa* (рис. 3.22).

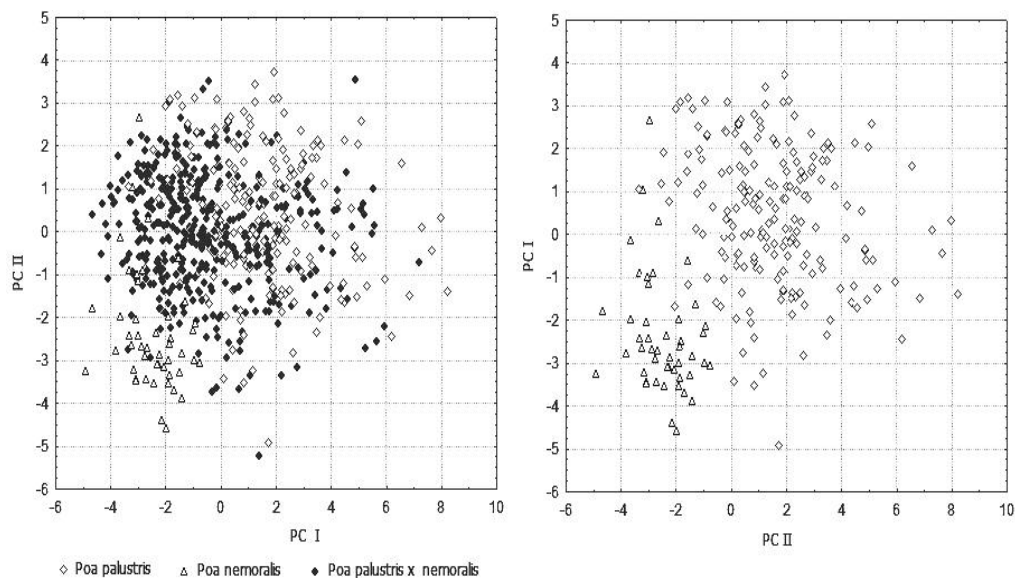


Рис. 3.21. Проекция предположительно гибридных сибирских объектов, *Poa palustris* и *P. nemoralis* в осях I (ось абсцисс) и II (ось ординат) главных компонент

Таким образом, исследование распределения качественных признаков и сравнительно-морфологическое изучение популяций *P. palustris* и *P. nemoralis* позволили выявить высокую степень как внутривидовой, так и межвидовой изменчивости основных морфологических признаков. При сравнении изменчивости отдельных качественных признаков, и комплекса морфологических признаков в целом в пределах популяций были выявлены различия на ценопопуляционном уровне. Поскольку изменения касались не только количественных, но и качественных признаков, эти различия нельзя объяснить исключительно влиянием разных условий произрастания, но можно предположить неоднородность популяций и на генетическом уровне. Большинство из них оказались морфологически неоднородными и содержали особи, как явно относящиеся к *P. palustris*, так и предположительно гибридного происхождения. После детального изучения они (за исключением семилуженской популяции) были отнесены к *Aggr. P. intricata*.

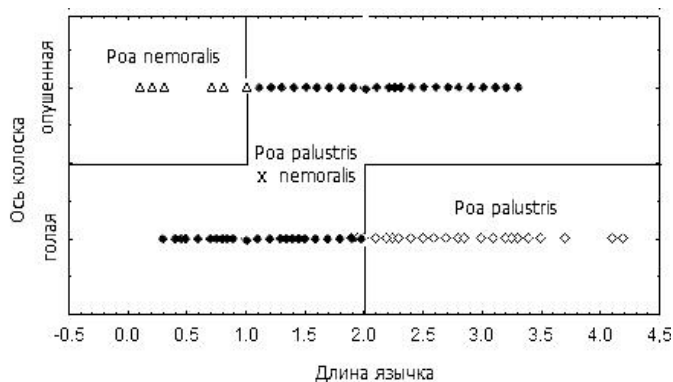


Рис. 3.22. Разброс объектов в осях двух основных дискриминаторов – длины язычка и характера оси колоска

II группа – ксеромезоморфные растения – верхний узел между серединой стебля и его нижней третью. Веточки метелки составляют 1/2–1/3 ее длины, листовая пластинка равна влагалищу или немного короче.

Aggr. x *P. urssulensis* Trin. представляет собой гибридогенный комплекс очень сложного состава, близкий по происхождению к aggr. x *P. intricata*, но отличающийся от него несколько большей ксероморфностью (Олонова, 2010). Включает как более ксероморфные дериваты aggr. x *P. intricata*, так и популяции, возникшие в результате гибридизации более ксероморфных дериватов *P. palustris* и *P. nemoralis*. В пределах этого агрегата помимо *P. urssulensis* s. l. рассматривается и несколько мелких, слабо обособленных видов предположительно сходного, но, возможно, и независимого происхождения. На территории Сибири помимо *P. urssulensis* к этому агрегату принадлежит *P. krylovii*.

Poa urssulensis был описан К.Б. Триниусом с Алтая (Altai, ad fl. Urssul. 1833. A. Bunge), однако уже А. Гризебах (Grisebach, 1853), обрабатывая злаки для издаваемой К.Ф. Ледебуром «Flora rossica», рассматривал этот вид в качестве разновидности *P. nemoralis*. В этом же ранге принимает его и П.Н. Крылов (1928), отличая var. *urssulensis* от типовой разновидности более сжатой метелкой с веточками, отходящими по 3, и трехцветковыми колосками. Н.Н. Цвелев (1976а) принимает *P. urssulensis* в качестве самостоятельного вида, занимающего промежуточное положение между *P. nemoralis*, *P. palustris* и *P. versicolor* и имеющего гибридное происхождение. По ключу, приведенному в сводке «Злаки СССР», к *P. urssulensis* относятся мятлики высотой 30–60 см, с верхним узлом, расположенным между серединой стебля и его нижней третью, язычком длиной от 0.3 до 1.5 мм; нижние цветковые чешуи 3.2–4 мм длины, их каллус голый или с пучком волосков, ось колоска голая или покрыта шипиками или бугорками.

Изучение морфологического разнообразия II группы, выделенной до некоторой степени искусственно и являющейся переходной между мезоморфными видами типа *P. palustris* и *P. nemoralis* и умеренно ксероморфными типа *P. versicolor*, показало, что и эта группа отличается очень высоким разнообразием морфологических типов. По-видимому, она представляет собой гибридогенный комплекс, состоящий из популяций с самым разнообразным сочетанием признаков, характерных для комплекса *P. palustris* – *P. nemoralis*, отличаясь только большей ксероморфностью. Рассмотренные ранее признаки встречаются в этой группе в самых разнообразных сочетаниях их состояний (рис. 3.23), хотя отмечаются и некоторые географические закономерности: так, заметно преобладание особей с голым каллусом на юге Приенисейской Сибири, а к западу и вос-

току их число существенно уменьшается. В то же время в Восточной Сибири заметно преобладание особей с опушенной осью колоска, хотя и по всей южной границе относительно велико число особей, несущих этот фен.

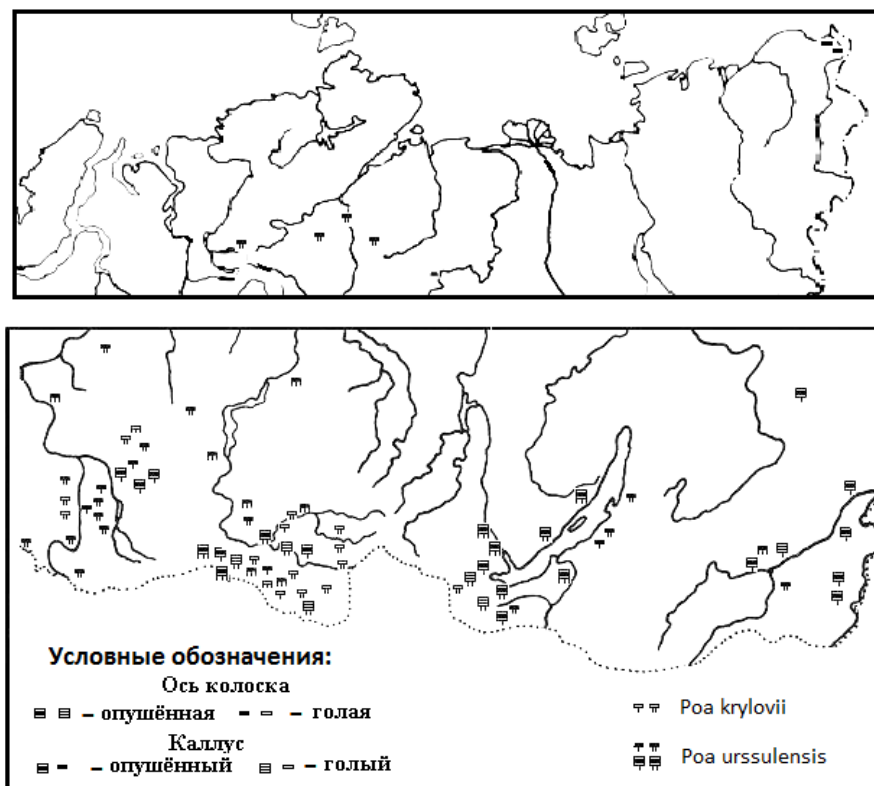


Рис. 3.23. Географическое распространение различных состояний основных диагностических признаков *Stepporoda* и их сочетаний среди мятликов II группы на территории Сибири. (Условные обозначения см. рис. 3.13)

Несмотря на такое большое морфологическое разнообразие, на территории Сибири эту группу практически не удастся удовлетворительно разделить на более мелкие, но морфологически устойчивые виды. Более или менее удачной попыткой систематического структурирования группы можно признать описание В.В. Ревердатто (1936) *P. krylovii* Reverd. Этот вид был описан из Приенисейской Сибири (Красноярский кр., р. Енисей, окр. дер. Означенной, горные степные склоны. VI 1926, VII 1927. В.В. Ревердатто; ТК). Автор сближал его с *P. stepposa* (Krylov) Roshev., указывая в качестве отличительных признаков отсутствие характерного пучка волосков на каллусе нижней цветковой чешуи, золотистый блеск метелок и большую, чем у *P. stepposa*, изящность колосков и всего соцветия. Н.Н. Цвелев (1976а) также рассматривает *P. krylovii* в качестве самостоятельного вида, отличая его от *P. urssulensis* лишь более мелкими (3.2, а не 3.2–4 мм, как у *P. urssulensis*) колосковыми чешуями, отмечает близость *P. krylovii* к ксероморфным популяциям *P. palustris* и не исключает возможной принадлежности *P. krylovii* к этому виду. Таким образом, основным морфологическим признаком, отличающим *P. krylovii* от *P. urssulensis*, является голый каллус нижней цветковой чешуи.

Исследование распространения различных состояний этого признака во II группе показало, что голый каллус был обнаружен у 30.56 % особей, из них в шести слу-

чаях он сочетался с опушенной осью колоска, были отмечены особи и с длинным, более 2 мм, язычком. Следует еще отметить, что помимо такой изменчивости основного качественного признака, отличающего *P. krylovii* как в целом по ареалу, так и в отдельных популяциях, далеко не каждое растение, формально относящееся ко II группе и имеющее голый каллус и голую ось колоска, может быть отнесено к *P. krylovii*. Как показало изучение типового материала, *P. krylovii* – несколько более мезоморфные, чем в группе в целом, растения с широкой относительно малоколосковой метелкой, с направленными косо вверх относительно длинными веточками; кроме того, колоски у них более мелкие, золотистоокрашенные. По-видимому, *P. krylovii* представляет собой ряд морфологически сходных и связанных между собой популяций единого происхождения в составе большого и полиморфного агрегата *P. urssulensis*, являющегося гибридогенным комплексом.

Помимо *P. krylovii* в рамках агрегата *P. urssulensis* отмечается некоторое число морфологически сходных популяций, более или менее компактно размещенных в Восточной Сибири, главным образом на территории Республики Бурятия. Это относительно ксероморфные растения с шероховатым стеблем, длинным, 1.5–3 мм, язычком, удлинённой метелкой 8–15(20) см длины и 4–12 см ширины, длинными, до 10 см, многоколосковыми веточками метелки. От *P. stepposa* эта форма отличается более длинными веточками метелки и в целом более мезоморфным обликом, от *P. urssulensis* – более длинным язычком и узлом, расположенным около нижней трети стебля, а от *P. krylovii* – нормально развитым пучком волосков на каллусе нижней цветковой чешуи. Эта раса представляет собой промежуточную ступень между мезоксероморфной *P. transbaicalica* и ксеромезоморфной *P. urssulensis*, занимает свою экологическую нишу, имеет свой компактный ареал и является переходной между агрегатами *P. urssulensis* и *P. versicolor* Bess. Эта морфа была описана сначала как подвид *P. versicolor* (Олонова, 2000а), затем ранг ее повышен до вида *P. buriatica* (Olonova) Olonova, который рассматривался в рамках агрегата *P. versicolor* (Олонова, 2010). Дальнейшие исследования изменчивости этих популяций показали, что по степени ксероморфности и морфологическим признакам они ближе к *P. urssulensis* и правильнее их рассматривать в составе этого агрегата. Таким образом, *P. buriatica* служит связующим звеном между агрегатами *P. urssulensis* и *P. versicolor*.

Несмотря на то, что для *P. urssulensis* s. str. предусмотрен весьма широкий диапазон изменчивости качественных признаков, 10 особей этой группы даже формально по ключевым признакам не могут быть отнесены ни к одному из известных видов. Главным образом это формы с длинным, превышающим 1.5 мм, язычком, с опушенной осью колоска, как с пучком, так и без пучка волосков на каллусе нижней цветковой чешуи, не имеющие ни географической, ни экологической обособленности. Это свидетельствует о том, что и во II группе нет строгой корреляции между признаками, виды, предположительно гибридогенные, еще не достаточно стабилизировались, что заставляет задуматься не только об их морфологических границах, но и о таксономическом ранге.

Агрегат *P. urssulensis* настолько тесно смыкается, с одной стороны, с комплексом *P. palustris* x *P. nemoralis*, (*P. intricata*), а с другой – с *P. versicolor*, что границу между ними можно провести лишь условно.

Очень показательной в этом отношении оказалась популяция *P. urssulensis* s. l. из окрестностей пос. Которово, расположенного в отрогах Салаирского кряжа (Новосибирская обл.), тесно смыкающаяся как с *P. intricata*, так и с *P. stepposa*. Собственно, в данном случае весьма трудно судить о границах популяций: неизвестно, обмениваются ли генетическим материалом отдельные группы совместно обитающих и сходных морфологически особей, или они полностью или частично репродуктивно изолированы друг от друга. Поэтому при анализе они рассматриваются не

как ценопопуляции, принадлежащие популяциям трех видов (*P. intricata*, *P. ursulensis*, *P. palustris*), а как отдельные выборки из одной генеральной совокупности, условно названной которовской популяцией.

Материалы для исследования взаимоотношений этих видов отбирались на протяжении таксономического транссекта, проложенного через открытую остепненную вершину холма, склон, долину, склон противоположного холма. Всего было исследовано 188 особей. Для анализа было взято 6 выборок – 1-я (n = 40) – на остепненной вершине холма и в верхней его части, 2-я (n = 20) и 3-я (n = 21) – на склоне, 4-я (n = 64) – в долине по берегу ручья, 5-я (n = 15) – на опушке пихтового леса и 6-я (n = 28) – на остепненной вершине противоположного холма. При внешнем осмотре оказалось, что особи из выборок 1 и особенно 6 имели наиболее ксероморфный облик и могли быть отнесены к *P. stepposa*, выборки 2 и 3 носили переходный характер и по габитусу соответствовали *P. ursulensis*, а 4-я и 5-я внешне больше напоминали *P. palustris*, при этом последняя, произрастающая на опушке пихтового леса, довольно сильно отличалась от остальных.

Анализ качественных признаков показал следующее. По наличию или отсутствию пучка волосков на каллусе нижней цветковой чешуи особи в выборках разделились так: в 1-й выборке голый каллус был обнаружен у 65 % особей, во 2-й – у половины, в 3-й – у 48 %, в 4-й, с берега реки, у всех особей каллус был с пучком волосков; в 5-й выборке с опушки пихтового леса особи с голым каллусом также не были обнаружены. В выборке 6, расположенной на остепненной вершине противоположного холма, каллус был голый у всех 27 исследованных особей (рис. 3.24). Отсюда видно, что по этому признаку резко отличаются выборки 4 и 5, а 2, 3, 1 и 6, скорее, представляют собой ряд непрерывной изменчивости.

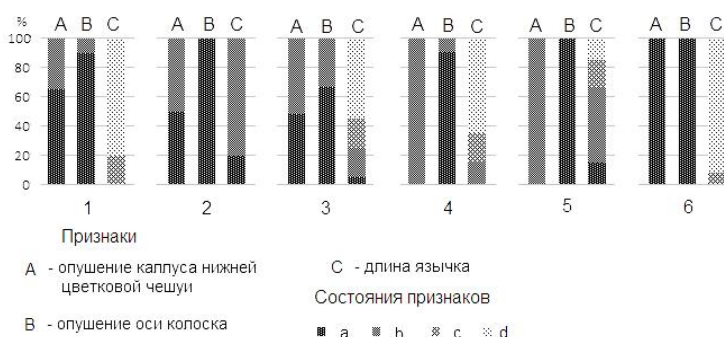


Рис. 3.24. Частоты встречаемости состояний основных качественных признаков *Stenopoa* в выборках *Poa ursulensis* (1–6):

A: a – каллус голый; b – опушенный; B: a – ось колоска голая; b – опушенная;

C: a – язычок верхнего листа равный или менее 1 мм; b – более 1 мм, но менее 1,5 мм;

c – равный или более 1,5 мм, но менее 2; d – равный или более 2 мм

По характеру оси колоска также заметна неоднородность отдельных выборок – если в 1-й опушенная ось колоска была обнаружена у 10 % особей, то во 2-й с опушенной осью не было ни одного растения, в то время как в 3-й их оказалось 33 %. В 4-й, прибрежной выборке особи с опушенной осью колоска составили 9 %. Ни в выборке с опушки пихтового леса (5), ни в 6-й степной особей с опушенной осью колоска не обнаружилось вообще (см. рис. 3.24).

Еще более пестрая картина сложилась по длине язычка. По этому признаку обнаруживается сходство обеих степных выборок – в 1-й особи с язычком более 1,5 и менее 2 мм составляют 20 %, а у остальных 80 % длина язычка превышает 2 мм; в 6-й выборке группа со средним язычком (равным или более 1,5 мм, но менее 2)

составила 6 %, а у остальных также превышает 2 мм. Особи с очень коротким, менее 1 мм, язычком в 1-й, 4-й и 6-й отсутствуют, и в остальных их частоты невелики – в выборках 2, 3 и 5 – соответственно 20, 5 и 15 %. Во 2-й и 5-й выборках преобладают особи с язычком не более 1.5 мм, что соответствует *P. urssulensis* и свидетельствует о близости этих выборок к *P. nemoralis*. В то же время наибольшее число особей с опушенной осью колоска было зафиксировано в 3-й выборке, где особи с язычком короче 1.5 мм составляют 25 % (5 % с язычком менее 1 мм и 20 % с язычком длиннее 1 мм, но короче 1.5).

График показывает существенную неоднородность выборок по качественным, маркирующим признакам. Выборки 1 и 6, произрастающие в сходных условиях, в целом похожи, незначительно различаясь по опушению оси колоска и по характеру опушения каллуса нижней цветковой чешуи. Выборки 4 и 5, также обитающие в сходных условиях, различаются по длине язычка. Поскольку все эти признаки не адаптивные, а высоко детерминированные генетически, это позволяет предполагать неоднородность всего исследованного материала на генетическом уровне.

Для выявления сходства и различия выборок по морфологическим признакам количественные данные были обработаны методом главных компонент дискриминантного (канонического) анализа. Анализ главных компонент показал, что все шесть выборок, включенных в анализ, в координатах I и II ГК представляют собой единый массив. Тем не менее дифференцированная окраска отдельных выборок позволила выявить некоторые особенности разброса объектов (рис. 3.25).

На графике видно некоторое обособление выборки 5, включающей мезоморфные особи с опушки пихтового леса на влажном пригорке, от основного массива данных, сосредоточенного в левой части графика. Связующим звеном между этими массивами служит выборка 4, объединяющая мезоморфные мятлики дна долины. Эта выборка, с одной стороны, почти полностью перекрывает 5-ю, с другой – внедряется в поле, занятое более ксероморфными выборками. Ядро, образованное более ксероморфными выборками, также неоднородно. Крайнее левое положение занимает наиболее ксерофильная выборка 6 с сухой вершины холма. Выборка 1, произрастающая в сходных условиях и несколько отличающаяся по качественным признакам, имеет более широкий разброс как вдоль первой компоненты, так и вдоль второй. Ксеромезоморфные выборки 2 и 3 и на графике занимают промежуточное положение, смещаясь при этом в верхнюю часть массива. I ГК отражает главным образом изменчивость общего габитуса, обусловленного адаптивными признаками, а II – характеристики колосковых и цветковых чешуй (табл. 3.17). В отличие от ка-

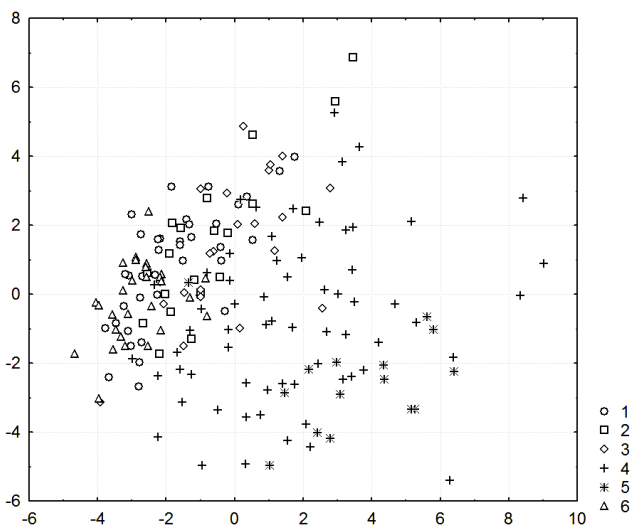


Рис. 3.25 Проекция объектов выборок 1–6 котлованной популяции в осях I (ось абсцисс) и II (ось ординат) главных компонент

чественных признаков, по количественным исследованные выборки образуют в поле I и II ГК выборки непрерывный ряд, замещая друг друга главным образом вдоль I ГК, обусловленной в основном адаптивными признаками общего габитуса.

Таблица 3.17. Коэффициенты корреляции морфологических признаков с I и II осями при анализе ГК котловской популяции. Значения коэффициентов, составляющие менее 0,7, не указаны. Значения признаков V1 – V21 даны в тексте

№	I главная компонента		№	II главная компонента	
V9	Длина метелки	0.898836	V16	Длина верхней колосковой чешуи	0.851819
V10	Ширина метелки	0.875351	V18	Длина нижней колосковой чешуи	0.847675
V1	Высота растения	0.868674	V17	Ширина верхней колосковой чешуи	0.822548
V6	Длина пластинки верхнего листа	0.811016	V20	Длина нижней цветковой чешуи	0.775291
V12	Длина наибольшей веточки метелки	0.793496	V15	Длина колоска	0.755509
V2	Длина верхнего междоузлия	0.757312	V14	Число цветков в колоске	0.713361
V11	Количество веточек в нижнем ярусе метелки	0.753703			
V7	Ширина листовой пластинки	0.723008			

Дискриминантный анализ этих шести выборок по 21 количественному признаку (генеративные и вегетативные) подтвердил почти полную изоляцию 5-й выборки (опушка пихтового леса). Единственная особь, попавшая в поле 1-й выборки, по-видимому, случайна (рис. 3.26). При этом анализ только по генеративным признакам позволяет предполагать более глубокую природу этих различий, чем обычное сходство, основанное на обитании в сходных условиях (соответствие между группой, изначально выделенной по эколого-географическому принципу и полученной в результате переклассификации на основании введенных морфологических признаков составило 93.33 %).

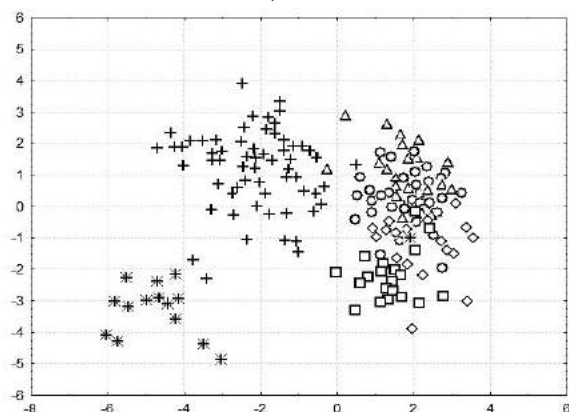


Рис. 3.26. Проекция объектов в осях I (ось абсцисс) и II (ось ординат) канонических переменных, полученных в результате дискриминантного анализа выборок 1–6 котловской популяции

При этом в целом группы, полученные в результате переклассификации по морфологическим признакам совпадали с предварительно выделенными по эколого-морфологическому принципу более чем на 83 %. Высокую обособленность подтвердили выборки 4 и 5. Различия между выборками 5, 4 и основным ядром наблюдаются главным образом по I канонической оси. Также подтвердилось морфологическое сходство между 1-й и 6-й выборками с остепненных холмов. По сумме признаков 8 особей из 28, принадлежащих к 6-й выборке, попали в результате переклас-

сификации в 1-ю; 6 из 40, принадлежащих к 1-й, – в 6-ю (табл. 3.18). Расстояние Махаланобиса между этими выборками также оказалось наименьшим (табл. 3.19).

Таблица 3.18. Результаты классификации комплекса *Poa palustris* – *P. nemoralis* – *P. urssulensis* (пос. Которово, Новосибирская обл.) по эколого-географическим группам, полученные с помощью дискриминантного анализа

Группа, выделенная по эколого-географическому принципу	% соответствия	Группа, переклассифицированная по морфологическим признакам					
		1	2	3	4	5	6
1	75.00	30	3	1	0	0	6
2	85.00	2	17	1	0	0	0
3	71.43	4	2	15	0	0	0
4	95.31	1	0	0	61	2	0
5	93.33	1	0	0	0	14	0
6	71.43	8	0	0	0	0	20
Общая	83.51	46	22	17	61	16	26

Условные обозначения: 1 – остепненная вершина холма; 2 – средняя часть остепненного склона; 3 – нижняя часть остепненного склона; 4 – берег ручья; 5 – опушка пихтового леса; 6 – остепненная вершина противоположного холма.

Таким образом, мы видим, что весь массив исследованных мятликов принадлежит по меньшей мере к двум большим гибридогенным комплексам – *P. intricata* (выборки 4 и 5) и *P. urssulensis* (выборки 2 и 3), тесно связанным между собой переходной формой. Выборка 4 служит связующим звеном между ксероморфными 1 и 6, а также примыкающими к ним ксеромезоморфными 2 и 3, с одной стороны, и мезоморфной 5 – с другой (см. рис. 3.26). Выборки 1 и 6, особенно последняя, занимают на графике крайнее верхнее левое положение. По морфологическим признакам они вплотную приближаются к ксероморфному агрегату *P. stepposa*, а возможно, и принадлежат к этому комплексу.

Таблица 3.19. Матрица расстояний (квадраты Махаланобиса) между эколого-географическими группами комплекса *Poa palustris* – *P. nemoralis* – *P. urssulensis* (пос. Которово, Новосибирская обл.)

Группа, выделенная по эколого-географическому принципу	Группа, переклассифицированная по морфологическим признакам					
	1	2	3	4	5	6
1	0					
2	9.79	0				
3	6.64	5.98	0			
4	18.45	25.68	25.86	0		
5	52.97	40.66	53.16	28.17	0	
6	3.58	16.49	12.26	19.04	57.85	0

Условные обозначения: 1 – остепненная вершина холма; 2 – средняя часть остепненного склона; 3 – нижняя часть остепненного склона; 4 – берег ручья; 5 – опушка пихтового леса; 6 – остепненная вершина противоположного холма.

Для решения вопроса о видовой принадлежности выборок 1 и 6 на морфологическом уровне было проанализировано положение верхнего узла. Этот признак (отношение расстояния от основания побега до основания метелки к расстоянию от основания побега до верхнего узла) является наиболее надежным дискриминатором, служащим в секции *Stenopoa* для хотя бы приблизительного разграничения видов по эволюционным уровням. В III эволюционной группе, к которой относится *P. stepposa*, этот показатель колеблется от 3 до 6 (рис. 3.27).

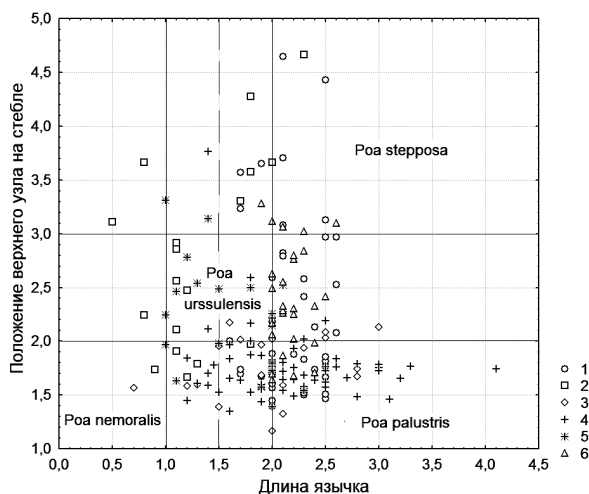


Рис. 3.27. Размещение объектов выборок 1–6 которовской популяции в плоскости координат двух признаков

Анализ всех выборок по этому признаку показал, что и здесь наблюдается расхождение между выборками и отдельные наиболее ксероморфные особи действительно вплотную приближаются и даже могут быть отнесены к *P. stepposa*, находящейся на следующей эволюционной ступени, объединяющей более ксероморфные виды. Тем не менее основной массив точек, принадлежащих к наиболее ксерофильным выборкам 1 и 6, лежит в интервале 2–2.5 (значений, характеризующих положение верхнего узла), свойственном *P. urssulensis*. Значительная часть особей при этом имеет верхний узел, расположенный даже выше середины стебля. Вместе с тем неожиданно

низко оказались верхние узлы у ряда особей из мезофильных выборок 4 и 5, представленных сочными зелеными растениями, по всем остальным признакам несомненно относящимися к *P. palustris*.

Таким образом, анализ показал, что в данном случае мы вероятнее всего имеем дело с одним сложным гибридогенным комплексом, состоящим, возможно, из нескольких апомиктических популяций. При формальном подходе без учета изменчивости признаков в популяциях здесь можно было бы идентифицировать по меньшей мере четыре вида. И при этом существенная доля образцов не поддавалась бы определению вообще. Окончательное решение этого вопроса должно быть отложено до получения данных молекулярно-генетического анализа.

Анализ изменчивости которовской популяции еще раз показывает, что формальное разделение совокупности по отдельно взятым морфологическим признакам может привести к ошибкам и недоразумениям при определении таксономической принадлежности образцов. Особенно это касается сложных гибридогенных комплексов, в которых отдельные популяции нередко сохраняют независимый генотип благодаря переходу к апомиксису.

Все это еще раз свидетельствует о необычайно сложной структуре гибридогенных комплексов, с одной стороны, взаимосвязанности, с другой – обособленности отдельных слагающих комплекс популяций, а также о сложности определения их таксономического ранга.

Из всего вышеизложенного можно заключить, что *P. urssulensis* представляет собой комплекс популяций, тесно связанных как между собой, так и с другими комплексами секции: *P. palustris*, *P. nemoralis*, *P. intricata* и *P. versicolor*.

III группа – мезоксероморфные растения – верхний узел в верхней части нижней трети стебля; веточки метелки составляют 1/3 – 1/5 длины, листовая пластинка короче влагалища. Виды этой эволюционной группы, являющиеся ксероморфными дериватами *P. nemoralis* и *P. palustris*, тесно связаны с видами II и IV групп и несколько меньше – между собой.

Aggr. *P. mongolica* Rendle включает восточноазиатские *P. skvortzovii* Prob., *P. vaginans* Keng, *P. flavida* Keng ex L. Liu, *P. alta* Hitchc. Большинство входящих в агрегат мелких видов являются в разной степени обособленными ксероморфными дериватами *P. nemoralis*. На территории Сибири он представлен одним видом – *P. skvortzovii* Prob.

Poa skvortzovii был первоначально описан Б.В. Скворцовым (Баранов, Скворцов, 1954) из окрестностей Харбина под названием *P. pseudonemoralis*. Позднее Н.С. Пробатова (1973б) обратила внимание на то, что тем же видовым эпитетом был назван другой ранее описанный вид из секции *Stenopoa*, и переименовала этот вид в *P. skvortzovii*. Отличительными признаками этого вида являются опушенная или покрытая жесткими шипиками ось колоска и короткий язычок, в то время как у *P. stepposa* язычок 1.5–2.5(3) мм и ось колоска голая. У обоих видов хорошо развит пучок волосков на каллусе нижней цветковой чешуи. Н.С. Пробатова (1973б) при изучении мятликов Дальнего Востока отметила, что *P. skvortzovii* отличается значительным полиморфизмом. Этот вид отмечался Н.Н. Цвелевым (1976а) и Н.С. Пробатовой (1985) только для Кореи, Китая и Дальнего Востока, однако исследования показали, что он достаточно широко распространен и на территории Восточной Сибири (рис. 3.28).

Aggr. *P. versicolor* Bess. объединяет умеренно ксероморфные популяции (верхний узел в верхней части нижней трети стебля) с длинным язычком и голой осью колоска, ведущие свое происхождение, по-видимому, от каких-то древних анцестральных видов родства *P. palustris*. Приурочены они главным образом к нижнему и среднему горным поясам и распространены преимущественно в Азии. В Сибири различают несколько тесно связанных между собой видов этого родства: *P. stepposa* (Krylov) Roshev., *P. botryoides* (Trin. ex Griseb) Kom., *P. transbaicalica* Roshev., *P. reverdattoi* Roshev., *P. argunensis* Roshev. и *P. pseudodahurica* Olonova. К этому же комплексу можно отнести и восточноазиатский *P. ochotensis* Trin., заходящий на территорию Восточной Сибири. Этот вид, вероятно, произошел в результате интрогрессивной гибридизации *P. stepposa* и *P. sphondylodes* Trin. ex Bunge, а поскольку морфологически он значительно уклоняется к *P. stepposa*, согласно Н.Н. Цвелеву (1976а, 2009), рассматривается в рамках агрегата *P. versicolor*.

Несмотря на то, что на территории Сибири наиболее широкое распространение получил *P. stepposa*, а европейский *P. versicolor* вообще не встречается, название политипического вида, принятое Н.Н. Цвелевым в «Злаках СССР» (1976а), настолько закрепилось за этим комплексом, что представляется целесообразным сохранить его за агрегатом.

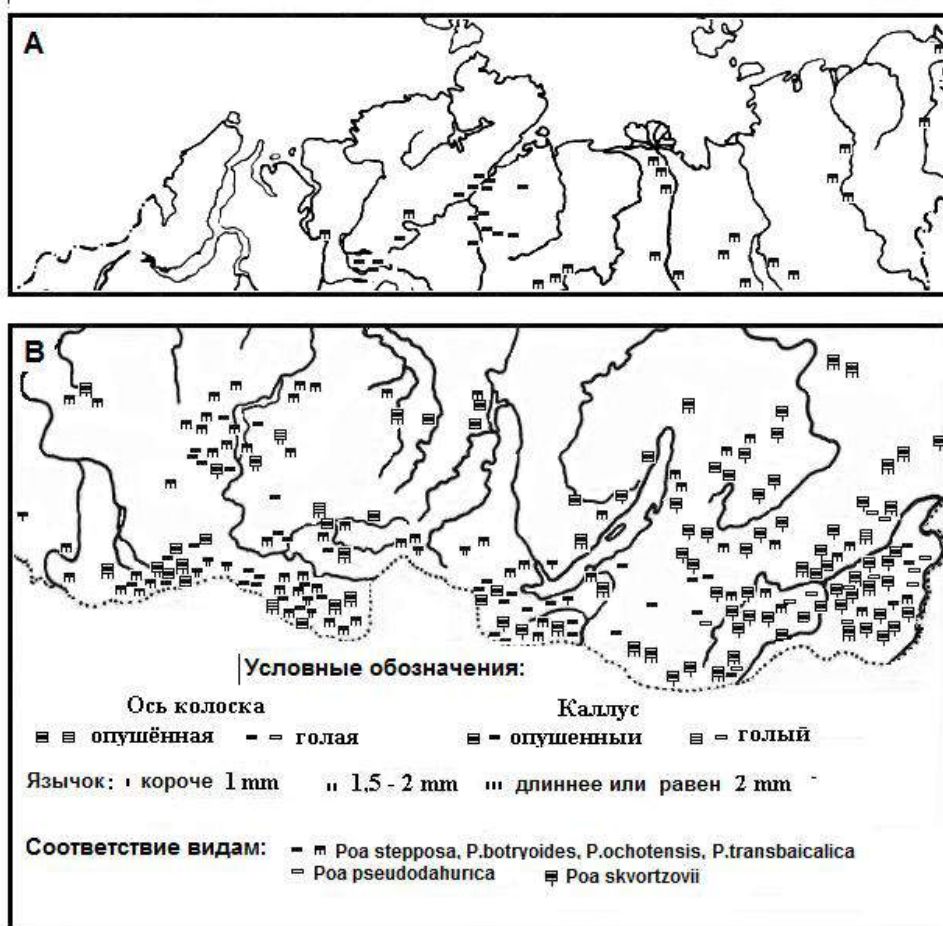


Рис. 3.28. Географическое распространение различных состояний основных диагностических признаков и их сочетаний на территории Сибири среди ксероморфных мятликов III группы секции *Stenopoa* (нижние цветковые чешуи между жилками голые): А – северная часть; В – южная часть

Поскольку виды этой группы тесно взаимосвязаны морфологически, их границы и статус остаются дискуссионными.

Наиболее широко распространенный вид этого родства, произрастающий на территории Сибири – *P. stepposa*, был описан П.Н. Крыловым как *Poa attenuata* var. *stepposa* Krylov, в 1914 г. из горных степей Алтая. Автор отмечал, что эта разновидность отличается от типичной *P. attenuata* большей высотой, более широкой (до 4 см) метелкой, обыкновенно зелеными 2–5-цветковыми колосками и небольшим пучком характерных волосков на каллусе нижней цветковой чешуи. Р.Ю. Рожевиц (1934) при обработке злаков для «Флоры СССР» возвел эту разновидность в ранг вида. В этом ранге *P. stepposa* приводится в ряде региональных флор Сибири (Реввердатто, 1964; Сергиевская, 1969 и др.), хотя далеко не все авторы признавали его самостоятельность (Попов, 1957; Черепнин, 1959 и др.). Н.Н. Цвелев (1968) отнес *P. stepposa* в качестве синонима к морфологически близкому виду *P. relaxa* Ovcz., описанному П.Н. Овчинниковым (1933) из Таджикистана (Западная часть Зеравшанского хр., окр. Маргузарских озер, каменистые осыпи по сев.-зап. склону горы Мун-Куа, 2900 м. 20 VIII 1932. №1357, П. Овчинников и А. Слободов). Позднее Н.Н. Цвелев (1976а), приняв политипическую концепцию вида, включил *P. stepposa*

в качестве подвида в полиморфный европейский вид *P. versicolor*, описанный В.С. Бессером еще в 1821 г. из бассейна Днестра. Тем не менее большинство специалистов, придерживающихся монотипической концепции, рассматривают *P. stepposa* как сравнительно хорошо обособленный вид (Прокудин, 1977; Edmondson, 1980; Liu, 2003). Здесь надо отметить, что *P. attenuata* (из которого был выделен *P. stepposa*) и *P. stepposa* существенно различаются и по степени ксероморфности, что выражается в общей высоте растений, форме и размерах метелки и, наконец, в положении верхнего узла – основному признаку, маркирующему степень ксероморфности вида. Согласно всем этим адаптивным признакам *P. attenuata* является значительно более ксероморфным видом и будет рассматриваться в составе следующей, IV эволюционной группы вместе с другими низкорослыми видами, у которых верхний узел располагается при основании стебля (около 1/6 и ниже).

Очень близок к *P. stepposa* другой сибирский вид – *P. botryoides*, описанный в 1852 г. из Забайкалья как *P. serotina* var. *botryoides* Trin. Впоследствии эта разновидность была возведена В.Л. Комаровым (1927) в ранг вида. М.Г. Попов (1957) объединил под названием *P. botryoides* почти все ксероморфные виды секции, включая не только *P. stepposa*, но и *P. transbaicalica*, *P. argunensis*. и *P. reverdattoi*, о которых пойдет речь далее, а также *P. attenuata* и *P. dahurica* Trin., которые, как уже было сказано, принадлежат к IV группе. Против такой позиции категорически возражала Л.П. Сергиевская (1961, 1969). Принимая виды в более узких границах, в своем дополнении к «Флоре Западной Сибири» она отмечала, что *P. stepposa* прекрасно отличается от *P. botryoides* широкой, до 4 см, метелкой и облиственным выше середины стеблем. По ее мнению, *P. botryoides* является более ксероморфным видом и в Восточной Сибири замещает *P. stepposa*. Таким образом, алтайские популяции с узкой метелкой Л.П. Сергиевская относит к *P. botryoides*, а с широкой – к *P. stepposa*. Вполне соответствует этому представлению определенный в 2007 г. Н.Н. Цвелевым изотип *P. botryoides* (LE, гербарий Триниуса, № 2590-6). Л.М. Черепнин (1959) также рассматривал и *P. stepposa*, и *P. attenuata*, и *P. botryoides* под одним названием. По правилу приоритета этому комплексному виду было присвоено название *P. attenuata*. Тем не менее, несмотря на такую комбинацию, автор отмечал, что, в крайних формах эти мелкие виды хорошо различимы и в некоторых случаях являются лучшими показателями для характеристики степей. Н.Н. Цвелев (1968) рассматривал *P. botryoides* как низкорослую разновидность *P. attenuata*, в дальнейшем (Цвелев, 1976а) повысив его ранг до подвидового. Согласно приведенному ключу, *P. botryoides* замещает высокогорный *P. attenuata* на равнине и в нижнем горном поясе и отличается от него большей высотой (20–35 см, в то время как у *P. attenuata* стебель не превышает 20 см).

Другой близкий к *P. stepposa* вид – *P. transbaicalica*, статус которого также неоднократно ставился под сомнение, был описан Р.Ю. Рожевицем (1929) из Забайкалья (Забайкальская обл., Читинский у., дол. р. Нерчи в 200 в. выше Нерчинска. 1908. № 25. В. Зырянов; LE!). Автор отличал новый вид от *P. palustris* длинным шероховатым стеблем, узкими, 1–2 мм ширины, листовыми пластинками, длинными (5–7 мм) 5–8-цветковыми колосками и редким пучком волосков на каллусе нижней цветковой чешуи; от *P. botryoides* – облиственным стеблем, плоскими листьями, более крупными и многоцветковыми колосками и редким пучком волосков на каллусе нижней цветковой чешуи. В.В. Ревердатто (1964) рассматривал *P. transbaicalica* как самостоятельный вид, отличая его от *P. stepposa* большей высотой (35–70 см, а не 25–50), более крупными и многоцветковыми колосками, более крупной и раскидистой метелкой. Л.П. Сергиевская (1969) также приводила для Забайкалья и *P. stepposa*, и *P. transbaicalica*. Н.Н. Цвелев (1968) сначала отнес этот вид к *P. ochotensis* Trin. в качестве синонима, затем, в более поздней работе (Цвелев,

1976а), также в качестве синонима, но уже к *P. versicolor* subsp. *stepposa*. Г.А. Пешкова (1979) объединила *P. transbaicalica* с *P. stepposa* под общим названием *P. transbaicalica*.

Таким образом, для территории Сибири разные авторы приводят три спорных вида: *P. stepposa*, *P. transbaicalica* и *P. botryoides*. Анализ таблицы (табл. 3.20) показывает, что главное различие между ними – длина и форма метелки – адаптивные признаки, указывающие на степень ксерофилизации. Согласно протологу и типовым образцам (LE!), самым высокорослым и мезоморфным из них является *P. transbaicalica*. Авторы указывают и на большую облиственность стебля этого вида. Лучше всего различаются крайние формы: *P. transbaicalica* и *P. botryoides*. У последнего вида отмечается еще и значительно ниже облиственный стебель, чем у *P. stepposa*, а тем более у *P. transbaicalica*, что тоже характерно для более ксерофильных видов. Помимо адаптивных признаков, согласно литературным данным, *P. transbaicalica* отличается еще и длиной колосков и числом цветков в них. Для того чтобы проверить, насколько выдерживаются эти признаки на массовом материале, были изучены многочисленные гербарные коллекции и проведены наблюдения в природе.

Таблица 3.20. Основные морфологические различия между *Poa transbaicalica* *P. stepposa* и *P. botryoides* (Рожевиц, 1934; Сергиевская, 1961, 1969; Цвелев, 1976а; Пробатова, 1985)

Признак	<i>P. transbaicalica</i>	<i>P. stepposa</i>	<i>P. botryoides</i>
Высота растения (см)	35–70	(15)30–60	20–55(60)
Характер поверхности стебля	Сильно шероховатый	Шероховатый, остро-шероховатый	Остро-шероховатый
Форма метелки	Продолговатая	Рыхлая (сжатая, узкая)	Узко-продолговатая, сжатая, прерывистая
Длина метелки (см)	9–12	До 10	26
Ширина метелки (см)		1.5–4	0.5–0.7
Число цветков в колоске	5–8	2–5	2–5
Длина колоска (мм)	(5)6–7	3–6	4–5
Наличие пучка волосков на каллусе нижней цветковой чешуи	Почти нет	Есть, иногда почти не заметен	Есть

Исследования показали, что самым массовым видом из этой группы является *P. stepposa*. Этот вид широко распространен по всей Сибири и нередко является доминантом степных сообществ. *Poa stepposa* на нашей территории отличается значительным полиморфизмом: даже на Алтае, откуда он описан, встречаются популяции как с относительно широкой, до 4 (5) см, метелкой, так и с узкой, не превышающей 1 см, что более соответствует типу восточносибирского *P. botryoides*. Исследования массового гербарного материала показали, что узкометельчатые мятлики в целом действительно более ксероморфные, чем типичные образцы *P. stepposa*; помимо более коротких веточек метелки верхний узел у них расположен несколько ниже, чем у *P. stepposa*, что может быть обусловлено как модификационной изменчивостью, не выходящей за пределы нормы реакции, так и дивергенцией, произошедшей уже на генетическом уровне. Поэтому до выяснения причин изменчивости предлагается рассматривать *P. botryoides* как один из слабо обособленных видов агрегата *P. versicolor*, морфологически близкий к *P. stepposa*. Как показали исследования гербарного материала, в Сибири к *P. botryoides* традиционно относят популяции, по степени ксероморфности (общей высоте растений и положению верхнего узла) занимающие промежуточное положение между равнинно- и низкогорно-степным *P. stepposa* и высокогорным *P. attenuata* (Ревердатто, 1964 и др.), однако исследова-

ние типового материала и гербария Триниуса (LE!) показало, что *P. botryoides*, описанный из Забайкалья, и по общей высоте, и по расположению верхнего узла значительно ближе к *P. stepposa*, чем к *P. attenuata*, что заставляет принять точку зрения Л.П. Сергиевской на объем и границы этого вида.

Просмотр гербарных материалов *P. botryoides* также выявил присущий ему полиморфизм. У абсолютного большинства особей длина язычка превышает 1 мм, однако встречаются особи и с более коротким язычком, но эта форма рассеяна по всему ареалу (рис. 3.29).

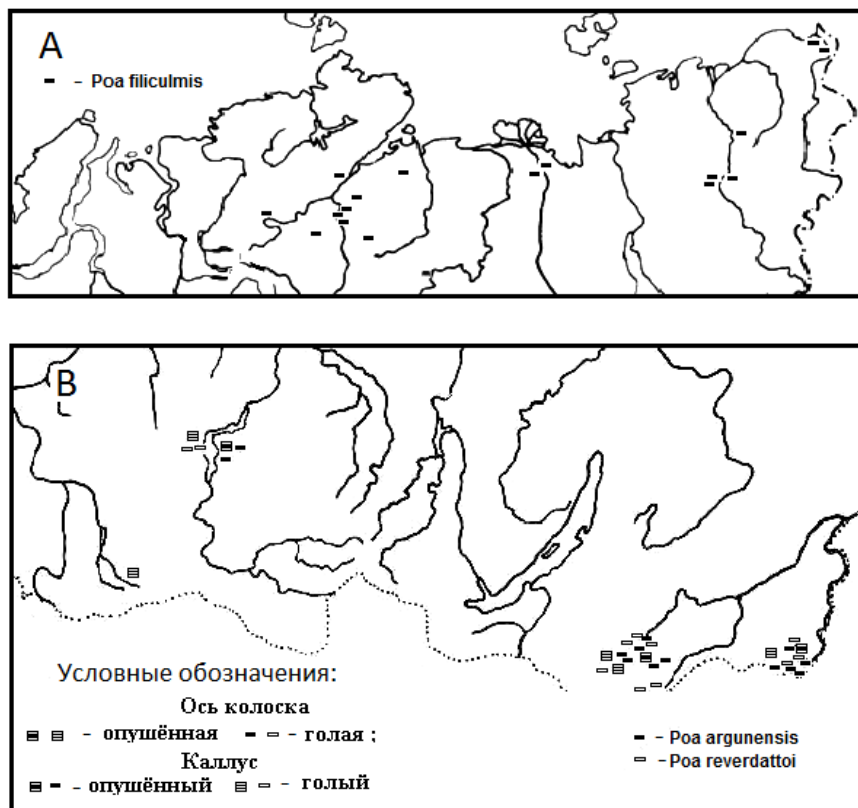


Рис. 3.29. Географическое распространение различных состояний основных диагностических признаков и их сочетаний на территории Сибири среди ксероморфных мятликов III группы секции *Stenopoa* (нижние цветковые чешуи между жилками опушенные):

А — северная часть; Б — южная часть

Более или менее типичные *P. botryoides* представляют собой высокие (35–55 см) растения с очень тонкими, но жесткими и шероховатыми стеблями и очень короткой, узкой и плотной метелкой, с темноокрашенными и относительно мелкими колосками.

Основным признаком, отличающим *P. transbaicalica*, помимо более широкой метелки являются многоцветковые и относительно длинные колоски. Исследование гербарных материалов, отнесенных согласно этому критерию к *P. transbaicalica*, показало, что в Сибири нередко встречаются особи с более крупными и более многоцветковыми, чем у типичного *P. stepposa*, колосками, однако по всем другим признакам эта группа крупноколосковых особей совершенно разнородна. Часть особей действительно представляет собой относительно мезоморфные (в пределах III уровня) растения с веточками метелки 3–4 см и узки-

ми, но плоскими листьями; другие более напоминают крупные экземпляры *P. botryoides* с узкими метелками, вдоль сложенными жесткими листьями; третьи представляют собой высокие растения с толстым, далеко выдающимся верхним междоузлем. Эти последние, с одной стороны, напоминают дальневосточный вид *P. sichotensis*, а с другой – южносибирский *P. reverdattoi*. Другими словами, очень похоже, что эти материалы существенно различаются генетически и объединяются по единственному признаку – длине колосков. Кроме того, встречаются самые разнообразные переходы между этими группами.

Тем не менее, несмотря на слабую корреляцию между числом цветков в колоске и другими морфологическими признаками, просмотр обширного материала из байкальской Сибири показал, что увеличение числа цветков в колоске там нередко действительно сопряжено с меньшей ксероморфностью растения. Просмотр типового материала по *P. transbaicalica* (рис. 4.45) показал, что типовые образцы по общему габитусу весьма схожи с *P. stepposa*, представляя, возможно, более мезоморфную и крупноколосковую расу. До выяснения генетической структуры комплекса и для отражения имеющегося морфологического разнообразия представляется возможным принять *P. transbaicalica* как относительно слабо обособленный вид в пределах агрегата *P. versicolor*. Эти три вида – *P. transbaicalica*, *P. stepposa* и *P. botryoides* – связаны между собой переходными формами и образуют непрерывный эволюционный ряд, продолжая, с одной стороны, линию *P. palustris* – *P. urssulensis* – *P. buriatica*, а с другой – связаны с еще более ксероморфной *P. attenuata*. С учетом всего этого позиция М.Г. Попова, рассматривавшего *P. transbaicalica*, *P. stepposa* и *P. botryoides* как единый вид, не лишена здравого смысла, однако не предусматривает возможной генетической дивергенции и может привести к потере «хорошего», реально существующего, морфологически, генетически и географически обособленного вида.

Несколько обособленное положение занимает еще одна группа, отличающаяся от типичных *P. botryoides* экземпляров устойчивым отсутствием характерного пучка волосков на каллусе нижней цветковой чешуи. О непостоянстве этого признака в секции *Stenopoa* говорилось много, однако в данном случае этот признак не только сохраняет устойчивость в популяциях, но и проявление его ограничено территорией Восточной Сибири. Западнее 114° в.д. эта форма не встречается. Эти обстоятельства позволили придать ей подвидовой, а затем, с принятием агрегатов и до выяснения ее родства и действительного ранга с помощью молекулярно-генетических методов, рассматривать ее в ранге вида – *P. pseudodahurica* – в рамках агрегата *P. versicolor* (Олонова, 2000а, 2010).

Помимо упомянутых таксонов, границы между которыми можно провести лишь условно, к агрегату *P. versicolor* на территории Сибири относятся еще два вида, тесно связанных как с предыдущими, так и между собой и отличающихся опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями.

Poa argunensis был описан Р.Ю. Рожевицем (1934) из Восточной Сибири (Долина Сухого Урулунгуя близ оз. Орабук, по склону невысокой сопки. 9 VII 1930. Шарова и др.; LE!). Во «Флоре СССР» этот вид приводится только для Даурии как невысокие растения с длинным (2.5–3 мм) язычком, узкой, сжатой метелкой, опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями, с пучком удлинённых извилистых волосков на каллусе нижней цветковой чешуи. Л.М. Черепнин (1959) и В.В. Ревердатто (1964) приводили этот вид для Хакасии, которая тогда входила в состав Красноярского края. Н.Н. Цвелев (1976а) относит *P. argunensis* в качестве подвида к *P. attenuata*, более ксероморфному виду, находящемуся на следующей ступени, и приводит *P. attenuata* subsp. *argunensis* (Roshev.) Tzvelev для Ангара-Саянского флористического района и Даурии. Тем

не менее лектотип *P. argunensis*, избранный Н.Н. Цвелевым (LE), позволяет сближать этот вид скорее с *P. stepposa* и относить его к агрегату *P. versicolor* – это довольно высокорослые растения, высотой 40–45 см, с верхним узлом в верхней части нижней трети стебля. По протологу, к *P. argunensis* относятся растения 25–40 (60) см, с жесткими шершавыми стеблями, узко-линейными листьями, с язычками около 3 мм длины, короткими (2–5 см) сжатыми метелками, нижними цветковыми чешуями, опушенными между жилками, и с пучком длинных волосков на каллусе.

Близкий к *P. argunensis* вид – *P. reverdattoi* – был описан Р.Ю. Рожевицем (1934) из Хакасских степей (Абаканская степь Енисейской губ., скалистые южные склоны между Аскизом и улусом Сагай. 28 VII 1909. В.Титов). При этом отмечалось его эндемичное ангаро-саянское распространение. Между этими близкими видами автор установил множественные морфологические различия (табл. 3.21). Л.П. Сергиевская (1961) отметила нахождение этого вида и на территории Алтая. Н.Н. Цвелев (1968) расширяет его ареал до Западной Монголии (район Хобдо, дол. р. Харкиры), однако в более поздней работе (Цвелев, 1976а) рассматривает его уже в качестве подвида *P. glauca*, отличающегося на территории Сибири высоким полиморфизмом.

Основным морфологическим признаком, сближающим *P. argunensis* с *P. reverdattoi*, является опушение нижних цветковых чешуй между жилками.

Таблица 3.21. Морфологические различия, установленные Р.Ю. Рожевицем, между *Poa argunensis* и *P. reverdattoi*

Признак	<i>P. reverdattoi</i>	<i>P. argunensis</i>
Высота растения (см)	25–45	15–40(60)
Характер поверхности стеблей	Остро-шершавые	Слабо-шершавые
Длина язычка (мм)	1–2	2,5–3
Длина метелки (см)	4–8	3–5
Ширина метелки (см)	0,5–0,7	3
Длина колосков (мм)	5–6	4
Характер поверхности каллуса нижней цветковой чешуи	Голый	С характерным пучком волосков

Исследования гербарных материалов показали, что и в Забайкалье, и особенно часто в Хакасии, на равнинных и низкогорных территориях наряду с относительно высокорослыми образцами отмечается карликовая форма, не превышающая 20–25 см, это морфологически соответствует *P. argunensis*. Что касается относительно высокорослых мятликов (30–50 см) с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуйками, эта группа отличается высоким полиморфизмом: среди них встречаются особи как с голым каллусом, так и с опушенным, как с голой осью колоска, так и с опушенной. При этом почти все признаки, на основании которых различаются *P. reverdattoi* и *P. argunensis*, в природе встречаются в самых разнообразных комбинациях (см. рис. 3.29). Исследования изменчивости основных дискриминаторов в популяциях *P. argunensis* показали, что и длина язычка даже в пределах одной популяции может варьировать от 1 до 3 мм, варьируют и опушение каллуса, и опушение нижней цветковой чешуи между жилками, и опушение оси колоска (рис. 3.30). Эти признаки тоже весьма слабо скоррелированы, и большое число образцов по формальным признакам не может быть отнесено ни к одному из описанных видов.

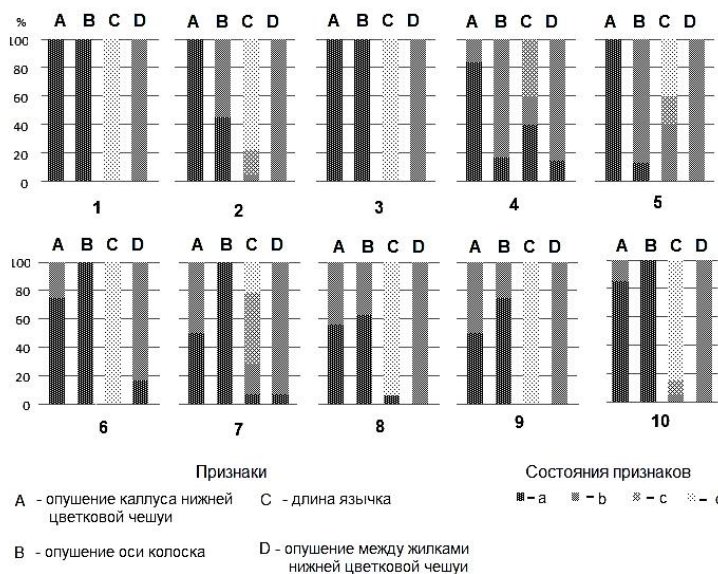


Рис. 3.30. Частоты встречаемости состояний основных качественных признаков в выборках *Poa argunensis* (1–10):

- A: a – каллус голый; b – опушенный; B: a – ось колоска голая; b – опушенная;
 C: a – язычок верхнего листа равный или менее 1 мм; b – более 1 мм, но менее 1.5 мм;
 c – равный или более 1.5 мм, но менее 2; d – равный или более 2 мм;
 D: a – нижние цветковые чешуи между жилками голые; b – опушенные

Таким образом, оказывается, что если сравнить все многообразие материала с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями с типовым материалом, то особей, которые по всем признакам могут быть отнесены к *P. reverdattoi*, не так уж и много и они действительно ограничены в своем распространении территорией Хакасии и Алтая, причем алтайские популяции морфологически отличаются от хакасских еще большей ксероморфностью, еще более узкой и сжатой метелкой с более короткими веточками. Обнаружились некоторые различия и в экологической приуроченности: если *P. reverdattoi* предпочитает скальные выходы и сухие каменистые склоны, то *P. argunensis* обитает главным образом в степях.

Для получения упорядоченной картины морфологического сходства и различий между *P. argunensis* и *P. reverdattoi* был сделан дискриминантный анализ по 22 вышеперечисленным количественным признакам. Для проверки гипотезы о морфологической близости *P. reverdattoi* к *P. glauca* в анализ был включен и этот вид. Результаты сравнения показали наибольшую обособленность *P. glauca* и близость *P. reverdattoi* к *P. argunensis*, в том числе и при анализе только по генеративным, высоко генетически детерминированным признакам (Олонова, 1998а). Это позволяет предполагать наличие дивергенции на генетическом уровне. Вместе с тем исследование массового материала показало, что *P. reverdattoi* и *P. argunensis* тесно связаны между собой морфологически и до получения данных молекулярно-генетического и популяционного анализа, уточняющих родство и степень дивергенции этих групп, и *P. argunensis*, и *P. reverdattoi* рассматриваются в рамках полиморфного агрегата *P. versicolor*.

Н.Н. Цвелев (1976а) приводит для территории Сибири, а именно для Даурии, еще один таксон, морфологически близкий к *P. stepposa*, – *P. versicolor* subsp. *ochotensis* (Trin.) Tzvelev. *Poa ochotensis* был описан Триниусом в 1881 г. из окрестностей г. Охотска (Circa Ochotsk. 1828. Redowsky). В этом же статусе приводит его Р.Ю. Рожевиц (1934) во «Флоре СССР». Н.Н. Цвелев (1968) первоначально объеди-

няет *P. ochotensis* с *P. transbaicalica*, присвоив объединенному виду, согласно правилам приоритетное название *P. ochotensis*, указывая при этом, что лектотип *P. transbaicalica* имеет сильно шероховатые стебли и более рыхлые метелки, значительно приближаясь к *P. relaxa*. Позднее, приняв политипическую концепцию, Н.Н. Цвелев (1976a) рассматривает *P. ochotensis* как один из подвидов широко распространенного и полиморфного европейского вида *P. versicolor*, отличая его от других подвидов этого вида слабо-шероховатыми, почти гладкими стеблями и листовыми влагалищами. Н.С. Пробатова (1985) различает *P. stepposa* и *P. ochotensis* по степени ксероморфности, указывая, что у *P. ochotensis* верхний узел располагается при основании стебля, а не в нижней трети, как у *P. stepposa*; при этом у *P. ochotensis* довольно густые метелки, самые длинные веточки которых в 3–5 раз короче метелки, а не в 2–3 раза, как у *P. stepposa*.

Исследования типового материала *P. ochotensis* показали, что его тип (LE!) действительно более ксероморфный, чем *P. stepposa*, но узлы расположены достаточно высоко, что позволяет рассматривать его в пределах агрегата *P. versicolor*. Изучение массового гербарного материала и типовых образцов позволяет предполагать, что *P. ochotensis*, замещающий *P. stepposa* на российском Дальнем Востоке, является результатом гибридизации между сибирским *P. stepposa* или каким-то другим видом родства *P. versicolor* s. l., и восточноазиатским *P. spondylodes*, поскольку совмещает признаки обоих видов. *Poa ochotensis* отличается довольно высокой изменчивостью, в том числе и по таким важным диагностическим признакам, как длина язычка, форма метелки и положение верхнего узла. Согласно данным Н.С. Пробатовой (1985), хромосомные числа у *P. ochotensis* также нестабильны, и наряду с тетраплоидами встречаются $2n = 42$ и 49 , что может свидетельствовать об имевшей некогда место интрогрессивной гибридизации между *P. spondylodes* и каким-то видом родства *P. versicolor*, вероятным результатом которой, похоже, стал *P. ochotensis*. Ввиду значительного морфологического сходства с видами aggr. *P. versicolor*, что может свидетельствовать и о существенном генетическом сходстве, *P. ochotensis*, несмотря на предположительно гибридную природу, рассматривается в составе aggr. *P. versicolor*.

В этой группе видов, относящихся к агрегату *P. versicolor*, большое значение придается характеру поверхности стебля, а именно степени его шероховатости. Исследование характера поверхности стебля под метелкой у видов III группы показало, что этот признак довольно изменчив. Нередко особи с различным характером поверхности встречаются в одной популяции или смонтированы на одном гербарном листе. Тем не менее определенная зависимость между условиями произрастания популяции и характером поверхности стебля существует. Наиболее длинные и густо расположенные шипики обыкновенно встречаются у растений нижнего и среднего горных поясов и чаще всего на территории Хакасии и Забайкалья, однако нередки и на других территориях. Изучение характера поверхности стебля у особей этой группы показало, что у низкогорных форм чаще, чем у высокогорных, встречаются шипики, однако формы как с обильно покрытыми шипиками стеблями, так и с одними только бугорками встречаются и в высокогорьях, и на равнине. В популяциях этот признак тоже не проявляет устойчивости, и похоже, проявления тех или иных его состояний сильно зависят от внешних условий. Следовательно, и этот признак может служить для дискриминации высокогорной и низкогорной рас только как дополнительный. Это еще раз говорит о том, что при решении вопросов о таксономической принадлежности нельзя всецело полагаться на формальный набор отдельных дискриминаторов, будь то число цветков в колоске или характер поверхности стебля, но следует рассматривать все критерии, включая экологические и географические.

Aggr. *P. sphondylodes* Trin. *P. sphondylodes* был описан в 1833 г. из провинции Hubei, расположенной в центральной части Китая, однако этот вид имеет в основном восточноазиатское распространение и является обычным видом Восточного Китая, Кореи и Японии. Несмотря на столь широкое распространение, таксономический статус *P. sphondylodes* и его объем остаются дискуссионными. Согласно морфологическим признакам и эколого-географическим характеристикам этот вид не может быть отнесен к агрегату *P. versicolor*, но, отличаясь большим полиморфизмом, является в Восточной Азии центральным видом одноименного агрегата.

Р.Ю. Рожевиц (1934) приводил *P. sphondylodes* для Дальнего Востока, отличая его узко-линейными листьями до 2 мм шириной, язычком до 4 мм и узкой лопастной метелкой. Н.Н. Цвелев (1968) и Н.С. Пробатова (1985) рассматривают этот вид как синоним описанного в 1830 г. *P. ochotensis*, позднее – *P. versicolor* subsp. *ochotensis* (Trin.) Tzvelev (Цвелев, 1976a). Действительно, тип *P. ochotensis* (Siberia, circa Ochotsk a b. Redowsky lect, det. am. Prescott. 1828. LE-TRIN) и избранный Н.Н. Цвелевым лектотип *P. sphondylodes* (in montosis prope Ssi-jui Ssy (China) legit A.Bunge, LE-TRIN-2698.3) внешне очень схожи, однако различаются длиной язычка. У *P. ochotensis* его длина составляет приблизительно 1.5–1.7 мм (Рожевиц указывает до 2 мм, а Н.С. Пробатова – до 2 и иногда до 4 мм) и в протологе указано, что «ligulis pl. min. productis», в то время как у *P. sphondylodes* его длина превышает 3.5 мм. Большинство российских ботаников объединяют *P. sphondylodes* с *P. stepposa*, *P. ochotensis* или *P. transbaicalica*, однако исследование массового материала из Китая и Японии убеждает в том, что этот вид хорошо обособлен от всего агрегата *P. versicolor*. Сравнение изученных материалов с образцами из российского Дальнего Востока позволяет рассматривать *P. ochotensis* и *P. sphondylodes* как разные виды (Zhu et al., 2006). При этом можно предполагать, что широко распространенный в Восточной Азии *P. sphondylodes* является более древним видом, в то время как *P. ochotensis* скорее имеет гибридное происхождение и является связующим звеном между *P. sphondylodes* и целым комплексом близких викарирующих видов, распространенных от Балкан до Тихоокеанского побережья и известных как политипический вид или агрегат *P. versicolor* Bess. Вероятно, он имеет среди своих предков *P. compressa* и мог принять участие в формировании дальневосточного *P. sichotensis*. Недавно этот вид был найден на территории Тувы (Олонова, 2013). Все обнаруженные на территории Тувы образцы имели характерную для *P. sphondylodes* лопастную метелку и язычки верхнего листа около 4 мм длины. В целом эти образцы несколько более ксероморфные, чем типичные *P. sphondylodes*, массово произрастающие в восточных провинциях Китая и Японии, но все же вполне укладывающиеся в пределы его изменчивости и сходные с типом.

Poa filiculmis был описан Р.Ю. Рожевицем из Северо-Восточной Азии (Долина Анадыря при устье Майны, песчаные отложения. 13 VII 1933. №1160. В. Васильев), отличается от других близких видов опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями. Просмотр типового материала показал, что этот вид можно отнести к III группе лишь условно, потому что морфологически он довольно близок к *P. glauca*, но отличается относительно высоким положением верхнего узла, что сближает его с агрегатом *P. versicolor*. На гибридную природу этого вида указывают и Н.Н. Цвелев (1964, 1976a) и Н.С. Пробатова (1985), но они предполагают в качестве одного из его возможных предков *P. arctica*. Это не позволяет рассматривать его в составе агрегата *P. crymophila*, объединяющего предположительно гибридогенные виды родства *P. versicolor* s. l. x *P. glauca* s. l. Учитывая возможную гибридную природу этого вида, его следовало бы отнести к гибридогенной секции *Poa*stenas, недавно описанной Н.С. Пробатовой (2006) и объединяющей виды, произошедшие в результате скрещивания представителей секций *Poa* и *Stenopoa*. Тем

не менее несомненная морфологическая близость этого вида к *Stenopoa*, обусловленная, очевидно, генетически, позволяет оставить *P. filiculmis* в этой секции.

Исследование гербарных материалов показало, что хотя в III группе основные признаки более взаимосвязаны, чем в предыдущей, II группе, агрегаты, входящие в эту группу, также отличаются высоким полиморфизмом и входящие в них виды связаны между собой промежуточными формами. В свою очередь, агрегаты III группы связаны не только со II, но и со следующей, IV группой.

IV группа – ксероморфные растения – обычно низкорослые, со слабо облиственным стеблем до 25 см; узел ниже 1/6 стебля, практически при его основании, листовые пластинки узкие, вдоль сложенные, нередко щетиновидные, значительно короче влагалища; метелка узкая, сжатая, с короткими, прижатыми к оси веточками. Все виды принадлежат к одному агрегату.

Aggr. *P. attenuata* Trin. Эта группа наиболее многочисленна и, подобно всем, рассмотренным ранее, тоже может быть выделена условно, поскольку тесно связана как с видовыми комплексами III группы, так и с комплексом *P. glauca* s. l., образуя с ним разнообразные гибридогенные популяции. Виды, образующие эту группу, находятся на высшей ступени эволюции секции, высоко специализированы, отличаются еще большим, чем предыдущие, полиморфизмом и тем не менее тесно связаны между собой. Как при изучении других сложных и полиморфных групп, проблема имеет две стороны – выявление морфологического разнообразия и его отражение в систематике.

Все особи, относящиеся к IV эволюционно-экологической группе, отличаются очень высокой ксероморфностью, однако в ходе исследования среди гербарных материалов были обнаружены мятлики, собранные Н.В. Ревякиной на Северо-Чуйском хребте, у верхней границы леса, морфологически несомненно принадлежащие к этой группе, но отличающиеся более мезоморфным обликом, что является явно вторичным. Это небольшие, почти гладкие растения, не превышающие 15 см, с мягкими, узкими (1–1.5 мм) и плоскими листовыми пластинками; язычок 0.8–1.5 мм длины, метелка 2–3 (5) см длины и 0.5–1 см ширины, сжатая, малоколосковая. Веточки метелки расположены по 1–2 в узлах, до 0.5 (1) мм длины, шероховатые, вверх направленные. Колоски 4–4.5 мм длины, 2–3-цветковые. Ось колоска голая или слабо бугорчатая, колосковые и цветковые чешуи узко-ланцетные, каллус нижней цветковой чешуи с небольшим пучком волосков. Растения настолько отличаются от обычного *P. attenuata* прежде всего своей мезоксероморфной структурой, что могут рассматриваться в качестве отдельного вида этого агрегата (Олонова, 1998г, 2000б).

Исследование распространения тех или иных состояний основных признаков показали следующее (рис. 3.31). Особи с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями практически отсутствуют в Бурятии (там известно только одно местонахождение), встречаясь на Алтае, в Хакасии и Туве и затем снова появляясь в Читинской области. При этом на Алтае они встречаются только в верхнем горном поясе, в Туве – и в верхнем, и в нижнем, а в Хакасии и Читинской области – только в нижнем. Особи как с голым, так и с опушенным каллусом нижней цветковой чешуи встречаются по всему региону, однако заметно, что в восточной части региона особи с голым каллусом встречаются существенно чаще, чем в западной, и обитают они как в верхнем, так и в нижнем горном поясе. Особи как с голой, так и с опушенной осью колоска также встречаются по всему региону. Различные комбинации состояний основных признаков-дискриминаторов с образованием большого количества различных морф – вполне обычное явление среди ксероморфных видов.

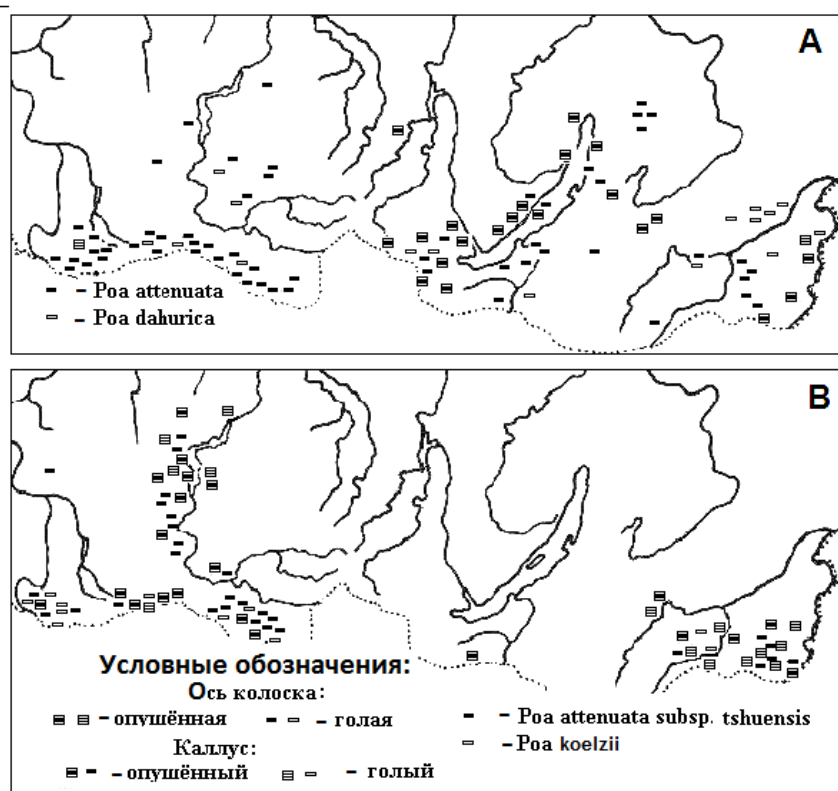


Рис. 3. 31. Географическое распространение различных состояний основных диагностических признаков ксероморфных мятликов секции *Stenopoa* (IV группа) и их сочетаний на территории Сибири:

А – нижние цветковые чешуи и между жилками голые;
В – нижние цветковые чешуи между жилками опушённые

В разное время и разными авторами для территории Сибири приводились пять видов секции *Stenopoa*, которые морфологически и экологически могут быть отнесены к этому агрегату. Это *P. attenuata* Trin., *P. dahurica* Trin., *P. rangkulensis*, *P. argunensis* Roshev. var. *tshuensis* Serg. и упоминавшийся выше почти мезоморфный *P. aktruensis* (Olonova) Olonova.

Первым из этой группы в 1835 г. с Алтая был описан высокогорный *P. attenuata*, годом позже, из Забайкалья, – *P. dahurica*, отличающийся от него голым каллусом нижней цветковой чешуи и более широкой экологической нишей – это вид приводится и для верхнего горного пояса, и для равнин.

При обработке алтайских материалов по группе высокогорных ксероморфных мятликов Л.П. Сергиевская (1957) обнаружила особи, у которых нижняя цветковая чешуя была опушена между жилками, что сближало *P. attenuata* с восточносибирским низкогорным мезоксероморфным *P. argunensis*. Алтайские растения, как высокогорные, отличались от *P. argunensis* более низкими стеблями (до 25 см) и более короткими метелками. Поскольку от типичных *P. argunensis* они отличались, по существу, только высотой, Л.П. Сергиевская отнесла их к *P. argunensis* в качестве высокогорной разновидности var. *tshuensis* Serg. Н.Н. Цвелев (1976а) счел более правильным отнести эту разновидность к *P. attenuata*. Б.Б. Намзалов (1990), ссылаясь на Н.Н. Цвелева (1976а), рассматривает алтайскую расу как *P. attenuata* var. *tshuensis*. В более поздней работе (Намзалов, 1992) автор, снова ссылаясь на Н.Н. Цвелева, на

основании наличия вегетативных побегов в дерновине относит эту расу к восточно-памирскому виду *P. rangkulensis*.

Poa. rangkulensis был описан П.Н. Овчинниковым и А.П. Чукавиной (1957) с Восточного Памира (оз. Рангуль, долина Муз-Короу. 19 VII 1945. № 143. И. Райкова; LE!) как маленькое, до 10–11 см высоты, серовато-зеленое растение. Стебли при основании одеты короткими отмершими влагалищами, язычок до 2 мм длины, метелка со сравнительно небольшим числом колосков, более или менее сжатая, продолговато-эллиптическая, до 2.5 см длины, веточки до 6 мм длины, расположены по 2, разветвляющиеся и несущие по 2 колоска. Колоски 4–4.5 мм длины, 3–4 (5) цветковые, нижняя цветковая чешуя 3–3.8 (4) мм длины, между жилками коротковолосистая, волоски на каллусе нижней цветковой чешуи редкие, длинные, но хорошо заметные (Овчинников, Чукавина, 1957). Н.Н. Цвелев (1968) первоначально рассматривает этот вид как синоним *P. koelzii* Bor, указывая для него достаточно узкий ареал – Восточный Памир и Гималаи. Позднее Н.Н. Цвелев (1976а) восстанавливает *P. rangkulensis* и основным отличием его от всех других видов секции *Stenopoa* считает способность образовывать укороченные вегетативные побеги. Наличие таких побегов в дерновинках особей алтайской расы, а также многочисленные остатки влагалищ при основании генеративных побегов послужили поводом для отнесения алтайских растений к *P. rangkulensis*.

P. koelzii был описан Бором (Bor, 1948) с Гималаев (Kashmir, Tsakzhun Tso, Ladak, 15000 ft., 20 Jul. 1931. Walter Koelz; 2385; K!). Согласно протологу, это многолетние густо-дерновинные растения высотой до 10 см; листовые пластинки до 2 см длиной и 1.5 мм шириной, жесткие, шероховатые, вдоль сложенные, язычок длиной до 3 мм. Метелка узкая, сжатая, 2–5 см длиной и 1–5 см шириной. Колоски длиной 4.5–6 мм, 2–5-цветковые, зеленые или фиолетовоокрашенные. Нижние цветковые чешуи 3–5 мм, между жилками опушенные короткими волосками и без пучка волосков на каллусе. Ось колоска голая. Автор указывает на морфологическое сходство *P. koelzii* с *P. litwinoviana*, у которого нижние цветковые чешуи тоже опушенные между промежуточными жилками и с голым каллусом (*lana nulla*). Со временем представление автора об этом виде несколько изменилось, и в «Злаках Индии, Бирмы и Цейлона» (Bor, 1960) и во «Флоре Ирана» (Bor, 1970) для *P. koelzii* уже указывается пучок волосков (*wool*) на каллусе нижней цветковой чешуи. Однако просмотр типового материала показал, что каллус у него действительно голый.

Кроме вышеперечисленных таксонов морфологически к этой группе относятся также карликовые формы низкогорных и равнинно-степных *P. argunensis* и *P. botryoides*. Генетически они принадлежат к III группе, поскольку до выяснения их родства, положения и статуса с помощью молекулярно-генетических методов они рассматриваются как более ксероморфные формы соответствующих видов, но поскольку морфологически ближе к видам IV группы, эти морфы рассматриваются еще и здесь.

Как и в случаях с другими видовыми комплексами этой секции, и в IV группе не было и нет единого мнения ни о ранге большинства из входящих в нее видов, ни об объеме, ни о месте в системе. Все рассматриваемые виды формально легко распознаются по характеру поверхности нижних цветковых чешуй и их каллуса (табл. 3.22). Как видно из таблицы, почти все перечисленные формальные сочетания состояний признаков соответствуют уже описанным сибирским таксонам. Исключение составляет низкорослая форма с голым каллусом и опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями. Такое сочетание характерно только для высокогорного гималайского *P. lahulensis* Bor (Rajbhandari, 1991; Zhu et al., 2006), который хорошо отличается от всех сибирских образцов по другим признакам и отчасти – для гималайского *P. koelzii*, к которому Н.Н. Цвелев (1968) первоначально

относил *P. rangkulensis*. Такие признаки, как характер поверхности оси колоска и длина язычка, являющиеся маркерами филогенетических ветвей секции, в систематике ксероморфных видов почти не используются. Из ключа для определения мятликов, составленного Н.Н. Цвелевым (1976а), следует, что у всех вышеназванных видов ось колоска голая или покрыта короткими шипиками или бугорками. Тем не менее эти признаки представляют интерес для выявления морфологического разнообразия, а также для установления родства и реконструкции вероятного филогенеза. Помимо морфологических различий вышеназванные виды различаются по высотной приуроченности: оба подвида *P. attenuata*, *P. rangkulensis* и являются высокогорными, а *P. daurica*, отличающийся от *P. attenuata* и *P. bortyoides* только отсутствием характерного пучка волосков на каллусе, одинаково часто встречается во всех горных поясах.

Таблица 3.22. Основные морфологические различия между ксероморфными сибирскими мятликами (*Poa* L.) IV эволюционно-морфологической группы

		Нижняя цветковая чешуя между жилками		
		Голая		Опушенная
Каллус	Опушенный	Мезоксероморфные	Ксероморфные	Ксероморфные
		<i>P. aktruensis</i> B	<i>P. botryoides</i> H <i>P. attenuata</i> B	<i>P. argunensis</i> H <i>P. attenuata</i> subsp. <i>thuensis</i> B <i>P. rangkulensis</i> B <i>P. koelzii</i> B
	Голый	—	<i>P. attenuata</i> var. <i>daurica</i> HB	<i>P. koelzii</i> B

Условные обозначения: **H** – низкорослый; **B** – высокогорный.

Чтобы решить, насколько корректно выделение вышеназванных видов только по формальному сочетанию данных признаков, необходимо рассмотреть, как распространены те или иные морфы и могут ли они быть признаны видами или подвидами, поскольку известно, что каждый вид или подвид должен обладать своим ареалом или хотя бы занимать свою экологическую нишу (в данном случае, поскольку все эти виды степные, свой горный пояс).

Просмотр гербарного материала показал, что на территории Сибири встречаются все возможные комбинации основных признаков-дискриминаторов, использующихся в систематике секции. К тому же добавляются варианты с голой и опушенной осью колоска, что обычно не учитывается в диагнозах. В том числе были отмечены особи с голым каллусом и опушенной между жилками нижней цветковой чешуйкой, хотя такая комбинация состояний и не соответствует ни одному из описанных видов. Причем встречались оба варианта – и с голой осью колоска, и с опушенной. Опушенная ось колоска тоже встречается во всех возможных комбинациях с указанными признаками. Правда, вариант «голая между жилками нижняя цветковая чешуя, голый каллус, опушенная ось колоска» встречается крайне редко. Такая морфа была зарегистрирована только дважды – на Алтае и в Читинской области.

Исследования географического распространения различных морф показали, что почти все они встречаются по всему Южно-Сибирскому региону. Различные состояния исследуемых признаков практически не образуют устойчивых сочетаний, имеющих определенную географическую приуроченность. Не обнаруживается и строгой поясной приуроченности – низкорослые особи с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями и голым каллусом встречаются не только в высокогорьях Юго-Восточного Алтая, где их нахождение хотя бы как-то объяснимо

связями с другой, криоксероморфной ветвью секции – *P. glauca*, но и в степях нижнего горного пояса Тувы и даже в Читинской области. Там они обыкновенно рассматриваются как карликовая форма *P. argunensis*. Та же морфа, но с опушенной осью колоска встречается как в низкогорных степях Хакасии, так и в Читинской области и тоже обычно рассматривается как *P. argunensis*.

В основном все изученные признаки варьируют хаотично, встречаясь в самых разнообразных комбинациях по всему региону, но для того, чтобы делать заключения об их систематической принадлежности, необходимо выявить их устойчивость в пределах отдельных популяций, установить частоты проявления их состояний (в процентах). Для исследования были отобраны 40 популяций с Алтая, из Западной Тувы, Приенисейских степей, Южной Бурятии, Байкала, Читинской области и Якутии (1, 2, 3 – Юго-Восточный Алтай, уроч. Сайлюгем, высокогорная степь; 4, 5, 6 – Юго-Восточный Алтай, окр. пос. Кош-Агач, разнотравно-злаковая степь; 7 – Юго-Восточный Алтай, Курайский хребет, предгорная каменистая степь; 8 – Юго-Восточный Алтай, Курайский хребет, р. Тобожок, разреженный лиственничник; 9 – Юго-Восточный Алтай, Курайский хребет, р. Тобожок, разнотравно-злаковая степь; 10 – Юго-Восточный Алтай, р. Чеган-Узун, каменистая степь; 11 – Юго-Восточный Алтай, уроч. Мохро-Оюк, степь; 12 – Горный Алтай, Чулышманский хребет, высокогорная степь; 13 – Западная Тува, Монгун-Тайгинский район, верх. Р. Шара-Харагай, щебнистый склон; 14, 15 – Западная Тува, хребет Цаган-Шибегу, окр. с. Мугур-Аксы, каменистая степь; 16 – Западная Тува, Бай-Тайгинский район. окр. с. Тэли, каменистая степь; 17 – Западная Тува, Бай-Тайгинский р-н, при впадении р. Шоон-Хем в Хемчик; 18 – Хакасия, окр. с. Табат, остепненные склоны; 19 – Хакасия, окр. с. Тугужеково, солонцеватая степь; 20 – Хакасия, окр. Черногорска, южный щебнистый склон; 21 – юг Красноярского края, окр. пос. Усть-Абакан, южный щебнистый склон; 22 – юг Красноярского края, Усть-Абаканский район, окр. пос. Чарково, вострецово-ковыльная степь; 23 – Красноярский край, Минусинский район, гора Оглахты, береговые склоны Енисея; 24 – Красноярский край, Минусинский район, устье р. Тубы, скалистый остепненный склон; 25 – Хакасия, Ширинский район, окр. оз. Беле, каменистый склон; 26 – Тува, Уюкский хребет, южный каменистый склон; 27 – Бурятия, Джидинский район, окр. д. Харацой, остепненный склон; 28 – Бурятия, Кяхтинский район, окр. с. М. Кудра, степь; 29 – Бурятия, Баунтовский район, р. Хайрат, приток Амалата, щебнистый склон; 30 – Иркутская область, Ольхонский район, петрофитная степь; 31 – Иркутская область, о-в Ольхон, д. Песчанка, сосновый лес; 32 – Иркутская область, Ольхонский район, Байкало-Ленский заповедник, остепненный склон по берегу Байкала; 33 – Иркутская область, южная часть о-ва Ольхон, остепненный склон; 34 – Читинская область, окр. с. Харанор, степь; 35 – Читинская область, окр. с. Суово-Бодона, остепненный склон; 36 – Читинская область, Оловянинский район, 72-й разъезд, вострецовая степь; 37 – Читинская область, Агинский район, окр. Тукчанского дацана, южный щебнистый склон; 38 – Читинская область, окр. с. Борзя, степь; 39 – Читинская область, Борзинский район, окр. с. Кондуй, разнотравно-злаковая степь; 40 – Якутия, Олекминский район, окр. д. Нерюктит, разнотравная степь). В каждой популяции исследовалось от 25 до 30 особей по следующим признакам: опушение нижней цветковой чешуи между жилками, каллус нижней цветковой чешуи, ось колоска. Кроме того, была исследована изменчивость длины язычка, поскольку этот признак является одним из маркирующих филогенетические ветви и также иногда используется для разграничения видов (рис. 3.32). Анализ полученных данных позволил установить следующее.

Как выяснилось в результате исследования, все вышеперечисленные признаки внутри популяций чрезвычайно сильно варьируют.

В Восточной Сибири, куда не заходят ни *P. reverdattoi*, ни тем более гималайские высокогорные *P. koelzii* и *P. lahulensis*, нередко встречаются как отдельные особи (см. рис. 3.31), так и целые популяции растений с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями и голым каллусом. В восточносибирских популяциях 20, 27, 36, 39 эти состояния стабильно присутствуют, что характерно именно для двух последних видов и не характерно для типичного *P. argunensis*, который замещает в восточносибирских степях *P. reverdattoi*. Популяции 18, 22, 25, 34, 37 и 38 в разной степени неоднородны по своим признакам или хотя бы по одному из них. Этот внутри-популяционный полиморфизм ставит под сомнение возможность использования таких признаков, как опушение поверхности каллуса и нижних цветковых чешуй между жилками, поскольку они имеют основное значение для разграничения ксероморфных видов.

В наибольшей степени характер опушения нижних цветковых чешуй варьирует на Алтае и пограничной с ним Западной Туве, где в основном сосредоточены популяции, сочетающие особи и с голыми, и в разной степени опушенными нижними цветковыми чешуями. В популяциях 1, 4, 5, 7, 12 встречаются все три учитываемые состояния этого признака, в то время как в более восточных популяциях (6, 10, 14, 19, 20, 23, 27, 34, 36, 37, 38, 39) наблюдается несколько большая однородность, часто встречаются популяции как только с голыми (8, 11, 16, 17, 26, 28, 32, 40), так и только с опушенными нижними цветковыми чешуями. При этом не наблюдается никакой согласованности с варьированием других признаков.

Еще более высокой изменчивостью отличается характер поверхности каллуса цветковых чешуй. Цветки как с голым, так и с опушенным каллусом были отмечены в 22 популяциях из 40 исследованных (см. рис. 3.32). В семи популяциях (10, 11, 14, 20, 27, 36, 39) у всех нижних цветковых чешуй каллус был голым, что характерно для *P. dahurica*, а в одиннадцати (2, 7, 13, 17, 19, 21, 23, 29–32) с пучком длинных извилистых волосков. Опушенная ось колоска, как известно, встречается у мятликов секции *Stenopoa* относительно редко, и было особенно интересно установить изменчивость этого состояния в популяциях. Примечательно, что не нашлось ни одной популяции, где у всех особей ось колоска была бы опушена (см. рис. 3.32). Наоборот, в 24 популяциях ось колоска была голой или покрытой бугорками у всех исследованных особей. В тех же популяциях, где встречались особи с опушенной осью колоска, в девяти преобладали особи с голой осью и лишь в пяти (17, 27, 31, 32, 33) с опушенной. Три из этих популяций произрастают в районе оз. Байкал, одна – в Южной Бурятии и одна – в Западной Туве. И в целом, как показали исследования, это состояние признака более характерно для Восточной Сибири, где находятся почти все популяции, в которых были обнаружены особи с опушенной осью колоска, за исключением 3 и 17. При этом не обнаружилось видимой связи между характером поверхности оси колоска и каким-то другим качественным признаком.

Длина язычка также может варьировать в довольно широких пределах. В десяти популяциях встречались особи с язычками всех трех размерных групп, причем у всех, кроме популяции 34, преобладал язычок «промежуточного» размера, длиннее 1 мм и короче 2. В четырех популяциях (8, 9, 11 и 15) отмечались особи с язычками только короче 1 мм. Так же в четырех популяциях (23, 24, 32 и 39) все особи были с язычками длиннее 2 мм, и только в одной (30) все особи были с язычками длиннее 1 мм и короче 2. Соотношение состояний этого признака может служить подтверждением имевшей место гибридизации между основными филумами секции, один из которых берет начало от *P. nemoralis* (язычок короче 1 мм), а второй – от *P. palustris* (язычок равен или немного превышает 2 мм). Интересно отметить, что все четыре популяции, на 100 % состоящие из особей с язычками короче 1 мм, происходят из Западной Тувы, в то время как все четыре популяции, на 100 % состоящие из особей с язычками длиннее 2 мм, расположены в Восточной

Сибири. Видимой связи между длиной язычка и какими-то другими качественными признаками также не обнаружилось.

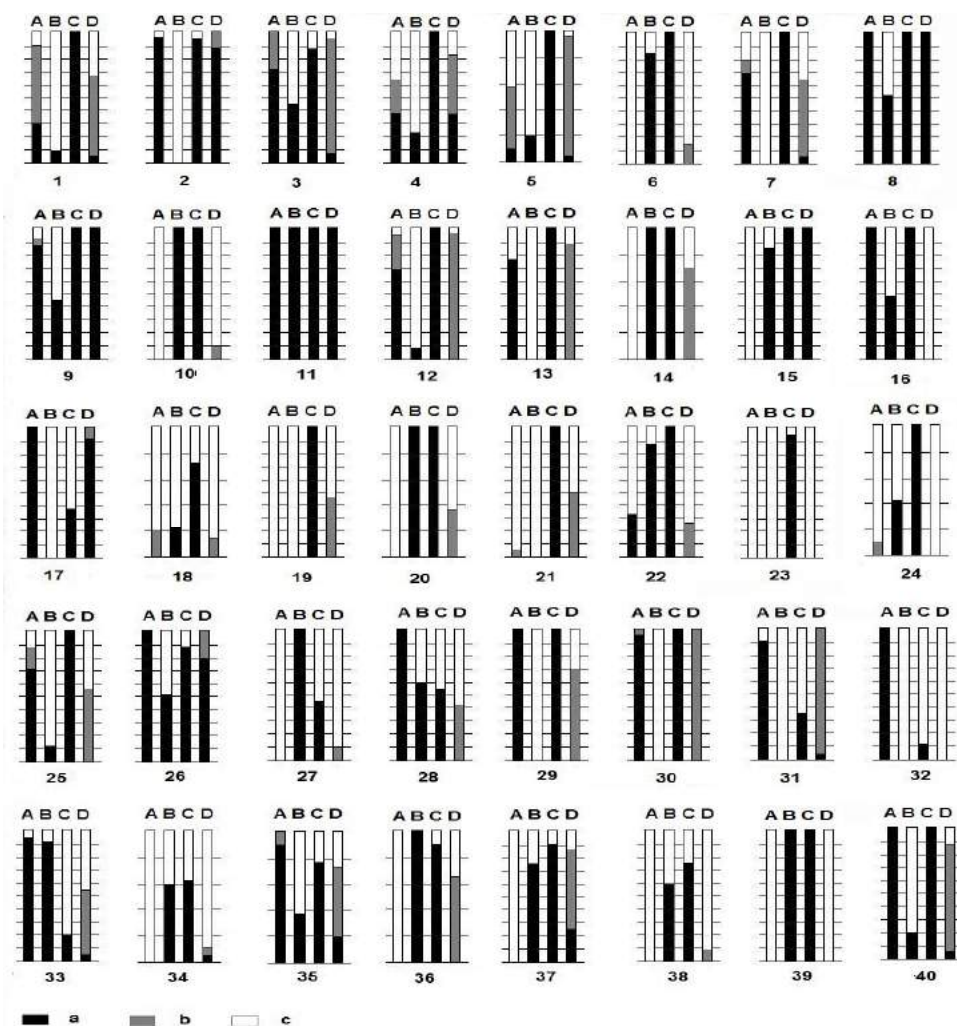


Рис. 3.32. Частота проявлений состояний качественных признаков в отдельных популяциях ксероморфных мятликов секции *Stenopoa* в Сибири (по оси абсцисс – номера популяций, по оси ординат – процентное содержание особей с различными состоянием признака в популяции): А – опушение нижней цветковой чешуи между жилками: а – отсутствует; b – слабо выражено; с – хорошо выражено; В – каллус нижней цветковой чешуи: а – голый; b – с пучком длинных извилистых волосков; С – ось колоска: а – голая; b – с волосками; D – длина язычка: а – равна или менее 1 мм; b – более 1 мм, но менее 2 мм; с – равна или более 2 мм (Местонахождения популяций указаны в тексте)

Таким образом, удалось установить на территории Сибири практически всех возможных вариантов сочетания состояний таких признаков, характер поверхности оси колоска, нижних цветковых чешуй и их каллуса. Исследование варьирования вышеуказанных признаков в популяциях показало, что все они отличаются такой высокой изменчивостью, что из 40 популяций только две – 11 и 39 – оказались гомогенными по всем четырем признакам, но и их морфологические типы не соответствуют ни одному произрастающему в Сибири виду. Таким образом, ни одна из исследованных популяций не может быть полностью отнесена к какому-либо сибирскому виду *Stenopoa*, а в различной мере сочетает состояния признаков,

использующихся в систематике этой группы. При этом, как показал предыдущий анализ, различные фены варьируют хаотично, практически не образуют устойчивых сочетаний, ограниченных в своем распространении отдельным районом. Поэтому разделение видов только на основании этих признаков носит формальный характер и не отражает хода филогенеза. Несмотря на то, что данные признаки не могут использоваться для разграничения видов, изучение их распространения и частот проявления их состояний в популяциях может прояснить происхождение видов секции и родственные связи между ними. Столь высокий полиморфизм, с одной стороны, а с другой – хаотичное и несогласованное варьирование признаков, в том числе и маркирующих филогенетические ветви, могут служить дополнительным свидетельством об имевшей место гибридизации между двумя филумами секции и позволяют предполагать гибридное происхождение ксероморфной группы.

Проведенные исследования позволили расширить имеющиеся представления о морфологическом разнообразии мятликов на территории Сибири. Наиболее богатым по разнообразию форм мятликов оказался Юго-Восточный Алтай. Здесь же наблюдалась и наиболее сильная внутривидовая изменчивость признаков, что согласуется с данными Л.И. Малышева и его сотрудников о богатстве различных сибирских флор (Малышев и др., 2000).

Следующей задачей исследования было представить выявленное разнообразие форм в системе принятых таксонов.

Если объем и границы *P. aktruensis* в настоящее время не вызывают вопросов, решения о статусе и объеме других таксонов, входящих в агрегат, необходимо обосновать. Выявление систематической структуры агрегата требует ответов на следующие вопросы:

1. Как соотносятся между собой высокорослые, принадлежащие к III группе, и низкорослые, формально относящиеся к IV группе, равнинно-низкогорные расы *P. botryoides* и *P. argunensis*?

2. Как соотносятся между собой высокогорная и низкогорная расы *P. botryoides* и *P. argunensis*? Появление низкорослых рас на равнине – это эволюционное событие, следствие адаптации к семиаридным условиям или проявление модификационной изменчивости, и низкий рост, и в целом более ксерофильный облик – ответ на неблагоприятные условия произрастания в пределах нормы реакции? Или это сниженные альпийцы, которые далеко не редко встречаются в островных степях Южной Сибири, особенно на Алтае и в Хакасии? Другими словами, к одному или к разным видам относятся алтайская высокогорная *P. argunensis* var. *tshuensis* и типовая восточносибирская низкогорная (равнинная) степная *P. argunensis* и какое место занимает группа сходных низкогорно-степных популяций из Хакасии?

3. Как соотносятся *P. argunensis* var. *tshuensis*, *P. rangkulensis* и *P. koelzii* и произрастают ли два последних вида в Сибири (на Алтае)?

4. Что представляет собой *P. dahurica*?

Разумеется, окончательное решение требует привлечения генетических методов исследования, но их применение невозможно без предварительных заключений, основанных на эколого-морфологических исследованиях. Эти исследования дают основание для следующих заключений.

У низкогорных и равнинных карликовых форм *P. botryoides* и *P. argunensis*, принадлежащих к III группе, нередко нижние узлы оказываются почти при основании, как это характерно для мятликов IV группы. Обычно они обитают на сухих и каменистых участках, с сильно разреженным и низкорослым травостоем, связаны переходными формами с типичными образцами этих видов и образуют непрерывный ряд. Нередко весь этот ряд можно наблюдать в пределах одной популяции, на трансекте, проходящем через заросли кустарников и открытые каменистые южные

склоны. Надо сказать, что это обычное явление среди мятликов. Особенно широко оно наблюдается у *P. pratensis*. В местах, подверженных сильному вытаптыванию, высота растений не превышает 15–20 см, в то время как рядом, на ненарушенных участках, их высота может достигать 50–60 см. До выявления генетической структуры предлагается трактовать их как карликовые формы соответствующих видов. Форма с голыми между жилками нижними цветковыми чешуями, но при этом с пучком волосков на каллусе – как карликовая форма *P. botryoides*, а с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями – как карликовая форма *P. argunensis* (независимо от того, голый или опушенный каллус). При этом не исключено, что часть низкорослых популяций, относящихся к *P. botryoides*, окажутся сниженными альпийцами и должны будут трактоваться как *P. attenuata*.

Значительно более сложным кажется вопрос о принадлежности и родстве разновидности *P. argunensis*, обнаруженной в высокогорьях Алтая Л.П. Сергиевской. Как известно, растения с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями, описанные как *P. argunensis*, представлены в Сибири тремя пространственно изолированными расами: высокогорной алтайской, обнаруженной Л.П. Сергиевской, и двумя низкогорными – типовой забайкальской и хакасской. Для выявления возможного родства между ними и для выяснения возможных закономерностей эколого-географической изменчивости было проведено сравнительно-морфологическое изучение 23 популяций, условно относимых к *P. argunensis* по признаку опушения нижних цветковых чешуй. Из них 7 популяций высокогорной алтайской расы (Алтай и прилегающая территория Тувы), 7 хакасской и 9 забайкальской. Объем выборок составлял от 26 до 39 особей. Всего было изучено 15 количественных и 5 качественных признаков. Для вычисления показателя сходства по качественным признакам использовались усредненные значения частот для каждой эколого-географической группы, и на основании этих показателей вычислялся критерий идентичности I , предложенный Л.А. Животовским (1979, 1982). Анализ количественных признаков выявил неоднородность изучаемой группы и определенные различия как между исследованными расами, так и внутри них. Наиболее существенная разница выявилась по вегетативным признакам, сильно зависящим от условий среды, однако обнаружили некоторые различия между алтайской и забайкальской выборками по признакам, сильно детерминированным генетически. Между алтайской и хакасской выборками таких различий меньше, здесь различия в основном по уровню варьирования вегетативных признаков (Олонова, 1992а). Морфологические различия по качественным признакам, а также изолированность ареалов алтайской и забайкальской рас позволили согласиться с мнением Н.Н. Цвелева (1976а) и рассматривать эти расы в составе разных видов и даже разных агрегатов.

Забайкальская раса представляет собой *P. argunensis*, входящий в агрегат *P. versicolor*. Вопрос о видовой принадлежности алтайской (и, возможно, хакасской) расы оказался весьма непростым. Ранее уже сообщалось, что высокогорные карликовые мятлики с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями были описаны Л.П. Сергиевской как *P. attenuata* var. *tshuensis*, затем рассматривались Н.Н. Цвелевым как подвид *P. attenuata*. Позднее Б.Б. Намзалов отнес их к *P. rangkulensis*, который Н.Н. Цвелев, в свою очередь, отождествлял с гималайским *P. koelzii*.

Карликовые мятлики как с голыми между жилками нижними цветковыми чешуями, так и с опушенными весьма обычны в высокогорьях Центральной Азии и Юго-Восточного Алтая и нередко уклоняются в сторону другого обычного вида секции – криофильного *P. glauca*. Сравнение типовых образцов и исследование доступного гербарного материала *P. attenuata*, *P. koelzii*, *P. rangkulensis* и *P. glauca* показали, что эти виды тесно связаны между собой многочисленными переходными формами, при этом и *P. koelzii*, и *P. rangkulensis*, при несомненном сходстве с

P. attenuata, существенно уклоняются в сторону *P. glauca*. Исходя из их морфологических признаков, экологических особенностей и распространения, можно предполагать их гибридное происхождение от этих высокогорных видов (как известно, у *P. glauca* опушенные между жилками нижние цветковые чешуи вполне обычны) и рассматривать их в составе гибридогенного агрегата *P. albertii* Regel (*P. attenuata* x *P. glauca* s. l.). Открытым остается вопрос о тождестве этих видов, но это предмет специального исследования, выходящего за пределы Сибири. Тем не менее, если они окажутся тождественными, приоритетным названием, как указывал Н.Н. Цвелев (1968), должно стать *P. koelzii*. Сравнение типов *P. rangkulensis*, *P. koelzii* и массового материала *P. attenuata* var. *tshuensis* показывает большее морфологическое сходство последнего с *P. koelzii*. Руководствуясь этим, предлагается до выяснения истинной картины отнести *P. attenuata* var. *tshuensis* к *P. koelzii* в составе агрегата *P. albertii*, который далее будет рассмотрен подробнее.

Poa dahurica Trin., согласно типовому материалу, обитает и в верхнем горном поясе (In alpinis Dahuricis, LE-TRIN-2613.03), и в хорошо прогреваемых солнцем местах (In apricis dahuriae; LE-TRIN-2613.01, LE-TRIN-2613.02; LE), без указания пояса, т.е. вполне возможно их нахождение и в нижнем горном поясе. Исследование группы, условно обозначенной как *P. dahurica* (растения не выше 25 см, с голым каллусом нижней цветковой чешуи), показало, что представители этой группы встречаются как в высокогорном поясе, так и в низкогорных и равнинных степях Забайкалья, реже в Бурятии, Туве и на Алтае, где, возможно, находятся в реликтовом состоянии. Поверхность стеблей у них, как и у *P. attenuata*, бывает покрытой как шипиками, так и бугорками, и ее характер также лишь отчасти зависит от высоты обитания. Уровень изменчивости основного отличительного признака этой группы (голый каллус нижней цветковой чешуи) в популяциях не позволяет рассматривать *P. dahurica* даже в ранге подвида, поэтому она рассматривается как разновидность – *P. attenuata* var. *dahurica*. Не исключено, что детальное филогеографическое исследование покажет, что высокогорная и низкогорная расы, включающие эту разновидность, принадлежат к разным видам и искусственно объединены в один таксон по признаку поверхности каллуса.

Таким образом, морфолого-географическое исследование ксероморфной группы мятликов показало ее сложность и проблематичность. Ее систематика будет в немалой мере зависеть от результатов филогеографического анализа, основанного на использовании молекулярно-генетических данных.

Aggr. *P. glauca* Vahl. Подсекция *Glaucopoa* представляет собой отдельную криоксероморфную ветвь секции *Stenopoa*. Это очень сложный гибридогенный комплекс рас и отдельных популяций не вполне ясного родства. Центральным видом агрегата является *P. glauca* s. l. – деспециализировавшийся вид гибридного происхождения, вобравший в себя, по мнению Н.Н. Цвелева (19726), генотипы представителей по меньшей мере двух секций: *Stenopoa* и *Abbreviatae*. Этот сборный вид, рассматриваемый здесь как агрегат, отличается крайним полиморфизмом, который в немалой степени обусловлен разнообразием хромосомных чисел. Если в основном эволюционно продвинутые виды секции являются тетра- и гексаплоидами, то у *P. glauca* помимо гексаплоидов (Hedberg, 1958; Mosquin, Haylay, 1966 и др.) были выявлены $2n = 49, 56, 62$ (Löve A., Löve D., 1956), 56 (Жукова, 1965), 56, 70 (Jorgensen et al., 1958), 62 (Жукова и др., 1973) и даже 70, 72 (Flovik, 1938, 1940). Вследствие такого полиморфизма было описано множество видов, морфологически близких к *P. glauca*, взаимоотношения между которыми не вполне ясны, однако, по мнению Н.Н. Цвелева (1976a), большинство из них являются лишь синонимами. Только с территории бывшего СССР их было описано по меньшей мере 14. Тем не менее некоторые из этих видов, несмотря на слабую морфологическую дифферен-

циацию, заслуживают внимания. Наличие переходных форм и промежуточных популяций между представителями этих видов и типом *P. glauca* может быть следствием не только ранних этапов микроэволюции, но и интрогрессивной гибридизации, вызвавшей вторичное сближение некогда хорошо обособленных видов. Поэтому виды, существенно уклоняющиеся от типа по морфологическим признакам и имеющие свой более или менее компактный ареал, по-видимому, следует рассматривать в составе агрегата *P. glauca* до полного выяснения их таксономического статуса и действительных взаимоотношений с типовым видом.

Центральный вид агрегата – *P. glauca* – был описан М. Vahl (1790) из северной Норвегии («In paroecia Wang Walders, ad pedes montium, in Finmarkia minus frequens»). В качестве его характерных особенностей были отмечены шиловидные листья, слабо раскидистая метелка, трехцветковые заостренные колоски и опушенные при основании цветки. Растение, изображенное в издании «Icones plantarum ... regnis Daniae et Norvegiae...» (1792), довольно мезоморфное, со слегка приподнимающимся стеблем, верхние узлы открытые, располагаются приблизительно в верхней части нижней трети стебля. Метелка узкая, относительно малоколосковая, нижние цветковые чешуи без пучка волосков на каллусе. Этот вид долгое время рассматривался как исключительно арктический (Рожевиц, 1934; Polunin, 1959; Сергиевская, 1961; Ревердатто, 1964 и др.) и для Южной Сибири не приводился.

Многие авторы, особенно исследовавшие европейские особи, отмечали морфологическую близость этого вида к *P. nemoralis* L. J. Grøntved (1942) указывает, что в Исландии многие популяции *P. glauca*, особенно растущие в тенистых местах, где особи становятся более высокими и стройными, трудно отличимы от *P. nemoralis*. J. Pálsson (1986) в результате детального изучения *P. glauca* и *P. nemoralis* на популяционном уровне, с привлечением кариологических данных, пришел к выводу, что на территории Исландии и Скандинавии имеется множество популяций, возникших в результате интрогрессивной гибридизации между этими двумя видовыми комплексами. При этом, чем выше хромосомное число расы, тем она морфологически и экологически ближе к *P. glauca*. Н.Н. Цвелев (1964, 1974а, б) также отмечает высокий полиморфизм *P. glauca*, возрастающий при движении с запада на восток, и высказывает предположение, что в Скандинавии не встречаются особи ни с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями, ни с голым каллусом. На сложность этой видовой группы указывает и Э.Ц. Габриэлян (1961), изучавшая мятлики Кавказа.

В начале XIX в., как итог углубленного изучения горных флор России, и в частности Сибири, начинается описание видов родства *P. glauca* из Сибири. Первым видом этой группы, описанным с территории Сибири, а точнее с Алтая, был *P. altaica* (Trinius, 1829). Автор описывает его как растение с ползучим корневищем, плоскими линейно оттянутыми листьями, верхними более длинными. Язычок квадратно-продолговатый, у верхних листьев более длинный, метелка с 2–4 вверх направленными шершавыми веточками, колоски 2–3-цветковые, цветки обильно опушенные, обратно-ланцетовидные, нижние цветковые чешуи опушены по килю и боковым нервам, между жилками голые. Этот вид приводится для альпийского и субальпийского пояса верховий р. Ульбы в окрестностях Риддерского рудника (Риддер). При этом автор выделяет две разновидности: а – *geniculato-procumbens*, бледно-зеленые, более или менее голые и б – *erecta* серовато-зеленые, с шероховатыми листьями. Немногим позже в издании «Icones plantarum ...floram rossicum ...» (Ledebour, 1831) было опубликовано изображение этого вида, из которого видно, что это довольно мезоморфное растение, верхний узел которого расположен относительно высоко и открыт, с длинными плоскими листьями и относительно многоколосковой метелкой (рис. 3.33). По-видимому, из-за указания на ползучее корне-

вище Э. Буассье (Boissier, 1884) отнес *P. altaica* в качестве var. *depauperata* Boiss. к *P. cenisia* All., виду, который принадлежит к совершенно другой секции. Действительно, *P. cenisia* имеет ползучие корневища и сближается А. Гризебахом и большинством современных ботаников с *P. arctica*, в то время как отсутствие ползучих корневищ является одной из главных отличительных черт секции *Stenopoa*. *Poa altaica* принимается большинством ботаников (Крылов, 1914, 1928; Рожевиц, 1934; Ревердатто, 1964; Цвелев, 1968, 1976а; Сергиевская, 1969; Пешкова, 1979), но в разном объеме. Н.Н. Цвелев (1968) отмечает, что он близок к арктической *P. glauca* и замещает ее на гольцах Южной Сибири и Центральной Азии.

Другой вид этой группы – *P. tristis* – был описан К.Б. Триниусом в 1835 г. также с Алтая. *Poa tristis* характеризуется как растение с узкими линейными листьями, продолговатым заостренным язычком, рыхлой метелкой, веточки которой отходят по 1–3, 2-мя – 5-цветковыми колосками. А. Grisebach (1853) рассматривал *P. tristis* в качестве разновидности *P. laxa* Haenke, отмечая ее наряду с *P. altaica* и *P. caesia* Smith. только для Алтая. П.Н. Крылов (1914) приводит ее для Алтая в том же ранге, указывая в дополнение диагноза, что *P. tristis* представляет собой растения 8–15 см высоты, листья чаще вдоль сложенные, 0.5–1.5 м ширины, язычок 1.5–2 мм длины, обыкновенно расщепленный. Метелка очень узкая, немногokolосковая, 1.5–4 см длины и 4–10 мм ширины. Веточки короткие, косо вверх направленные, отходят по 1–2 и несут по 1–3 колоска. Нижние цветковые чешуи почти равны колосковым, опушены по килу и боковым жилкам, на каллусе ее имеется характерный пучок волосков. Помимо этого вида П.Н. Крылов (1914) отмечает *P. altaica*, а *P. caesia* для гор Южной Сибири больше не приводится. В более поздней работе П.Н. Крылов (1928) рассматривает *P. tristis* в ранге вида, в том же статусе он приводится в работах Р.Ю. Рожевица (1934), Л.П. Сергиевской (1961), В.В. Ревердатто (1964), Л.И. Малышева (1968). Н.Н. Цвелев (1968, 1976а) считает этот вид синонимом *P. altaica*, а его тип (Altai, 1833, Bunge) – мелким экземпляром *P. altaica* с не вполне выступившей из влагалища верхнего листа метелкой. Г.А. Пешкова (1979) также относит *P. tristis* к числу синонимов *P. altaica*.

Еще один близкий к *P. glauca* вид – *P. bryophila* Trin. – был описан Триниусом в 1836 г. с Чукотки (Sinaewinstrasse, Mertens) и приводится А. Гризебахом (Grisebach, 1853) для арктической Америки до пролива Сенявина. Н.Н. Цвелев (1964), приводя этот вид для арктической Сибири от Чукотки до Полярного Урала, отмечает, что он отличается от *P. glauca* только коротковолосистыми между жилками нижними цветковыми чешуями, а позднее (Цвелев, 1976а) низводит его до разновидности – *P. glauca* var. *bryophila* (Trin.) Tzvelev. Н.С. Пробатова (1985) также рассматривает *P. bryophila* как разновидность *P. glauca*.

Множество видов рода *P. glauca* s. l. было описано с гор Средней Азии. Большинство из них являются относительно узкими эндемиками, но один из них – *P. litvinoviana*, описанный П.Н. Овчинниковым (1933) с Зеравшанского хребта (Inter rupibus in montibus Zeravschanicis prope glaciem Zeravschanicum. 16 VII 1925, № 354. V. Drobov.; LE!), приводится Н.Н. Цвелевым (1976а) и для Алтая. По авторскому описанию, это невысокое, до 35 см высоты, растение с узкими, 1–1.5 мм ширины, чаще вдоль свернутыми листьями и язычком 1.5–1.6 мм длины. Метелка 3–4 см длины, продолговатая, веточки 3–10 мм длины, колоски 2–4-цветковые, 4–5(6) мм длины. Нижняя цветковая чешуя при основании без характерного пучка волосков, по килу и боковым жилкам голая или прижато-волосистая. В.К. Пазий (1962) отмечает, что в альпийской области Памиро-Алая и Тянь-Шаня *P. litvinoviana* довольно сильно варьирует. Там встречаются растения с самыми разнообразными признаками: и с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями, и с голыми, причем все комбинации можно наблюдать на одном гербарном листе. Постоянно

только отсутствие пучка волосков на каллусе. Н.Н. Цвелев (1968) отнес *P. litvinoviana* к центральноазиатскому *P. albertii*, а позднее (Цвелев, 1976а) – к *P. glauca* s. l., в качестве subsp. *litvinoviana* (Ovzc.) Tzvelev, приводя его помимо Средней и Центральной Азии для южных районов Алтая.



Рис. 3.33. Изображение *Poa altaica* Trin., приведенное в «Icones plantarum novarum vel imperfecte cognitarum florae rossicae, imprimis altaicae illustrantes» (Ledebour, 1831)

Следующим видом агрегата, приводящимся для территории Сибири, был описанный В.В. Ревердатто (1936) с севера Красноярского края *P. evenkiensis* Reverd.

(Эвенкийский округ. Озеро Някшинда, на болотах на усадьбе фактории под 67 1/4° с.ш. и 62 3/4° в.д. 31 VII 1935. А.З. Ломакин; ТК!). Автор характеризует новый вид как серовато-зеленое крепкое растение высотой 30–45 см, облиственное до 1/2–1/3 стебля, листья плоские, 5–7 мм длины и до 3 мм ширины. Язычок от 1.25–3 мм. Метелка 5–8 см длины и до 2 см ширины, чаще сжатая, веточки 1–5 см длины, несущие по 1–5 колосков, отходящие от нижнего узла по 2–3 (4) вместе. Колоски широкие, овальные, 6–7 мм длины, нижняя цветковая чешуя 3,5 мм длины с ясно выделяющимися нервами, при основании с небольшим пучком волосков, между жилками коротко и рассеянно волосистая. Во «Флоре Красноярского края» (Ревердатто, 1964) также приводится единственное местонахождение этого вида. Н.Н. Цвелев (1964) относит этот вид к *P. glauca* в качестве синонима, отмечая, что он был описан по относительно широколистным экземплярам, собранным в более влажном месте.

Poa anadyrica Roshev., хотя и был описан Р.Ю. Рожевицем (1949) с Чукотки (Анадырский кр., верхн. течение Анадыря, гора Талижак, каменистый склон уступа. 29 VII 1932. № 200. Л. Тюлина; LE!), отмечается Н.Н. Цвелевым (1964) и для территории Якутии. Согласно авторскому описанию, это растения 20–40(60) см высоты, с узкими, 0.5–1.5 мм, листьями, язычок 1–2 мм длины, метелка многоколосковая, более или менее сжатая, 5–9 см длины и 0.7–2 см ширины; веточки 1–3 см длины, по 1–3 в каждом узле. Колоски 5–6 мм длины, ось колоска голая, без соединительных волокон (очевидно, здесь имеется в виду отсутствие пучка волосков на каллусе нижней цветковой чешуи, так как именно этот пучок в литературе часто называли соединительными волокнами). По мнению Н.Н. Цвелева (1964), единственное отличие этого вида от *P. glauca* – отсутствие пучка волосков на каллусе нижней цветковой чешуи. Впоследствии *P. anadyrica* рассматривается Н.Н. Цвелевым (1976а) как *P. glauca* var. *anadyrica* (Roshev.) Tzvelev. Н.С. Пробатова (1985) также рассматривает *P. anadyrica* в качестве разновидности *P. glauca*.

Обрабатывая злаки для «Флоры Забайкалья», Л.П. Сергиевская (1969) описала с гольца Сохондо (Читинская обл., голец Сохондо, верховье Агуцакана, болотистая тундра. 7 VIII 1944. Л.П. Сергиевская и Т.П. Березовская) новый вид, морфологически близкий к *P. glauca*, – *P. turczaninovii* Serg. Согласно авторскому диагнозу, это плотнодернистые растения 30–36 см высоты с плоскими, 2 мм ширины листьями; язычок 1.5–2 мм длины, метелка сжатая, 4–6 см длины и 0.5–1.5 см ширины, фиолетовая. Колоски 4–5 мм длины, 3-цветковые. Нижняя цветковая чешуя с пучком характерных волосков при основании, киль и краевые нервы опушены до половины, промежуточные жилки коротко опушены только в нижней части; нижняя часть чешуйки между жилками усажена мельчайшими волосками. В первоописании Л.П. Сергиевская сближает *P. turczaninovii* с *P. smirnovii*, а позднее (Сергиевская, 1969) – с монгольским видом *P. kenteica* Ivanova. Н.Н. Цвелев (1968) относит *P. turczaninovii* к синонимам *P. kenteica*, предполагая его гибридное происхождение от *P. arctica* и *P. altaica*. В следующей работе (Цвелев, 1976а) *P. turczaninovii* рассматривается уже как синоним *P. glauca*.

Последний из описанных из Сибири видов агрегата – *P. shapshalica* Olonova – многолетнее растение 25–40 см высоты, с гладкими стеблями и влагалищами, язычком длиной 1–3 мм; листовые пластинки длиннозаостренные, плоские, 1.5–2.5(3) мм ширины и 8–10 см длины, мягкие, почти гладкие. Метелка малоколосковая, удлинённая, 5–10 см длины и 5–7 см ширины. Веточки метелки густо шероховатые, вверх направленные, наиболее длинные, до 5–7 см длины, собранные по 1–2 в нижних узлах. Колоски 4–7 мм длины, ланцетовидные, 1–3-цветковые. Ось колоска голая или слабо волосистая, колосковые чешуи ланцетовидные, неравные. Нижняя цветковая чешуя ланцетовидная, со слабо выраженными жилками, по киям и прикраевым жилкам опушенная, каллус голый или с небольшим пучком волосков. Верхняя цветковая чешуя по киям с шипика-

ми, между киями голая или рассеянноволосистая. Пыльники 1.2–1.6 мм длины (рис. 3.34). От *P. tristis*, *P. tremuloides* и *P. litvinoviana* этот вид отличается мягкими, широкими листьями, а от *P. glauca* – более длинными веточками метелки, достигающими 5–7 см длины. Произрастает на скалах и каменистых осыпях в горах Южной Сибири.

Исследование агрегата *P. glauca* в Сибири подтвердило его высокий полиморфизм. Огромная территория со сложной геологической историей обеспечила разнообразие условий существования этого вида и соседство, и возможность гибридизации помимо *P. nemoralis* с не менее сложным агрегатом *P. attenuata* s. l. Все это отразилось на морфологии вида, внесло дополнительный вклад в его изменчивость и дополнительные сложности в систематику.

Как следует из вышеизложенного, при описании новых видов авторы в основном опирались на такие признаки, как общая высота растений, размеры колосков, длина язычка, и особенно на качественные: наличие опушения между жилками нижней цветковой чешуи, наличие или отсутствие характерного пучка волосков на каллусе нижней цветковой чешуи и отчасти опушение оси колоска. Последние четыре признака являются наиболее значительными, поскольку их изменчивость не зависит от среды, а изучение их частот может дать представление о генетическом разнообразии и связях мятликов этой сложной группы.

Из-за недостатка гербарных материалов, характеризующих распространение различных морф *P. glauca* в Арктике, были использованы также данные, приведенные в «Арктической флоре СССР» (Цвелев, 1964). Поскольку там *P. anadyrica* (отличающаяся голым каллусом) и *P. bryophila* (особенностью которой являются опушенные между жилками нижние цветковые чешуи) рассматриваются как самостоятельные виды, именно эти признаки и учитывались при нанесении отдельных морф на карту. Исследование изменчивости на американском континенте не проводилось из-за недостатка материала, однако литературные данные подтверждают фенетическое многообразие этого вида на территории Северной Америки (Hulten, 1942, 1960; Porsild, Cody, 1980; Soreng, 2007).

Просмотр гербарных материалов показал, что в Сибири за типичную форму *P. glauca* принимаются растения высотой 15–25 см, с мощным толстым стеблем, узлами, сосредоточенными при основании стебля и прикрытыми влагалищами нижерасположенных листьев, относительно узкими, иногда вдоль сложенными листовыми пластинками, крупными колосками, расположенными на веточках крепкой пирамидальной метелки по 2–3 (4). Хотя эта форма встречается практически по всему ареалу вида, наряду с ней отмечаются и многочисленные отклонения в сторону большего или меньшего размера всего растения или отдельных органов (колосков, листовых пластинок), и большей или меньшей ксероморфности. Существенно варьируют и качественные признаки.

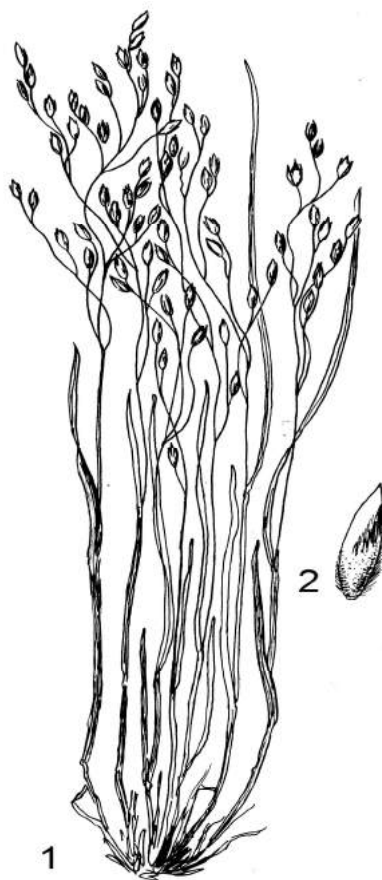


Рис. 3.34. *Poa shapshalica*:
1 – общий вид; 2 – нижняя цветковая чешуя

Опушение нижних цветковых чешуй между жилками проявляется на территории Сибири достаточно часто, хотя густота опушения тоже варьирует. При этом в северной, арктической части ареала отмечается несколько большая концентрация этого фена, чем в горах Южной Сибири; реже, судя по имеющимся материалам, встречается он и в горах Средней и Центральной Азии. Проведенные исследования подтвердили предположение Н.Н. Цвелева, что в Скандинавии практически отсутствуют формы, несущие опушение между жилками нижних цветковых чешуй (рис. 3.35). Действительно, там встречаются лишь единичные особи, в основном на севере, в провинции Torgne Lappmark. Но и у них опушение между жилками нижних цветковых чешуй выражено крайне слабо, нередко лишь с одной стороны.

Что касается наличия характерного пучка волосков на каллусе нижней цветковой чешуи, то в Сибири, как в арктической, так и в Южной, форма с голым каллусом встречается едва ли не так же часто, как с пучком волосков. Приблизительно то же самое можно сказать о Скандинавии. В Средней и Центральной Азии преобладают формы с голым каллусом, известные под названиями *P. litvinoviana*, *P. glauciculmis* Ovcz., *P. tremuloides* Ovcz. и др. (Цвелев, 1968), однако встречаются особи и с нормально развитым пучком. Но и здесь не образуется устойчивых сочетаний с другими признаками.

Опушение оси колоска у сибирских представителей также варьирует от густого и длинного до нескольких коротких волосков. Встречается ось колоска, покрытая мелкими шипиками, иногда шипики переходят в волоски. В Сибири, как в Южной, так и в арктической, особи с опушенной осью колоска встречаются довольно редко. Еще реже встречается этот фен в Средней и Центральной Азии. Выше всего его концентрация в Скандинавии. Там у 56 % исследованных особей наблюдалась в той или иной мере опушенная ось колоска, в то время как в Сибири – всего у 17 %. Длина язычка, как выяснилось, также варьирует весьма беспорядочно и чаще других встречается промежуточная форма (от 1 до 1.5 мм). Не выделяется ни одной области, где бы та или иная форма заметно преобладала.

Картирование различных состояний основных качественных признаков *P. glauca* и их комбинаций показало, что как на севере, так и на юге отмечается очень высокий полиморфизм, однако некоторые особенности распределения состояний признаков все же наблюдаются (см. рис. 3.35). В горах Южной Сибири преобладают невысокие ксероморфные особи, морфологически очень близкие к *P. attenuata*. В Скандинавии, откуда был описан этот вид, напротив, довольно часто встречаются особи мезоморфного облика, с широкими и плоскими листовыми пластинками, с верхним узлом, нередко достигающим трети стебля, к тому же с коротким язычком и опушенной осью колоска, внешне напоминающие *P. nemoralis*. В Сибири, даже на севере, где не сказывается влияние ксероморфной *P. attenuata*, такие растения практически отсутствуют, отклонения бывают в основном в сторону большей ксероморфности (Олонова, 1993б).

Следующим этапом исследования изменчивости качественных признаков было изучение частот их состояний в отдельных популяциях. Для этого использовалось 13 выборок из разных популяций. Для изучения варьирования опушения между жилками нижних цветковых чешуй было проведено дополнительное исследование и число изученных популяций доведено до 20. В каждой популяции исследовалось от 25 до 55 особей. Исследование варьирования опушения нижних цветковых чешуй между жилками показало, что 100 %-ное преобладание особей, несущих этот фен, отмечается только в популяциях из арктической Сибири. В популяциях, обитающих в горах Южной Сибири, опушение нижней цветковой чешуи между жилками встречается в целом реже. В некоторых популяциях этот фен не проявлялся вообще (рис. 3.36).

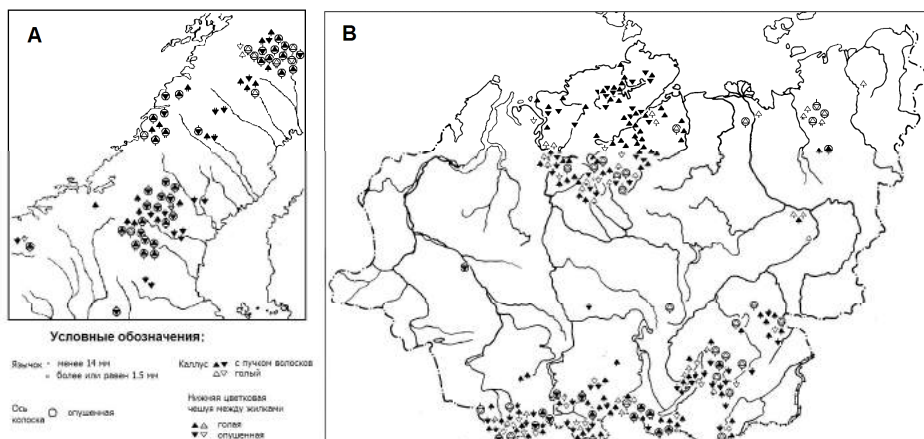


Рис. 3.35. Распространение различных морф *Poa glauca* на территории Скандинавии (А) и Сибири (В)

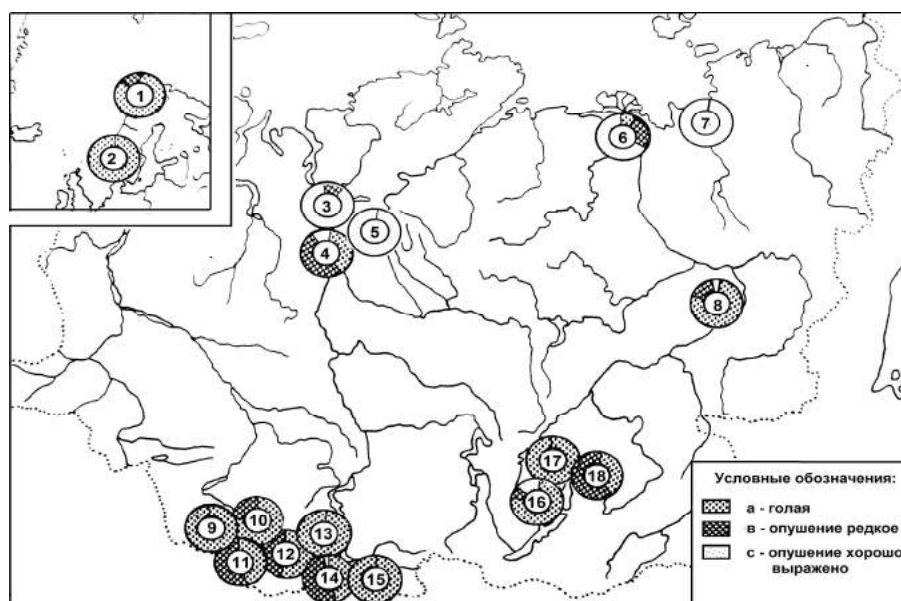


Рис. 3.36. Варьирование опушения между жилками нижних цветковых чешуй в популяциях *Poa glauca* (названия популяций 1–18 в тексте)

Как показали исследования, самой большой пестротой отличается варьирование длины язычка (рис. 3.37). Интересно, что обе скандинавские популяции оказались выровненными по этому признаку, хотя в первой язычок у всех был менее 1,5 мм, а во второй – более. В сибирских популяциях изменчивость была выше. Высокие разбросы частот наблюдались и по признакам опушения нижней цветковой чешуи – между жилками – и каллуса. Значительно стабильнее оказался признак опушения оси колоска. Растения с опушенной осью колоска вообще встречаются достаточно редко – в той или иной степени опушенные оси колоска были зарегистрированы только в пяти популяциях – в обеих скандинавских (90 и 100 %), в одной с севера Красноярского края (7 %), из истоков р. Кадрин, Горный Алтай (7 %) и из Западной Тувы, Мугур (5 %). В целом же не обнаружилось ни одной пары популяций, более или менее сходных по частотам исследованных признаков.

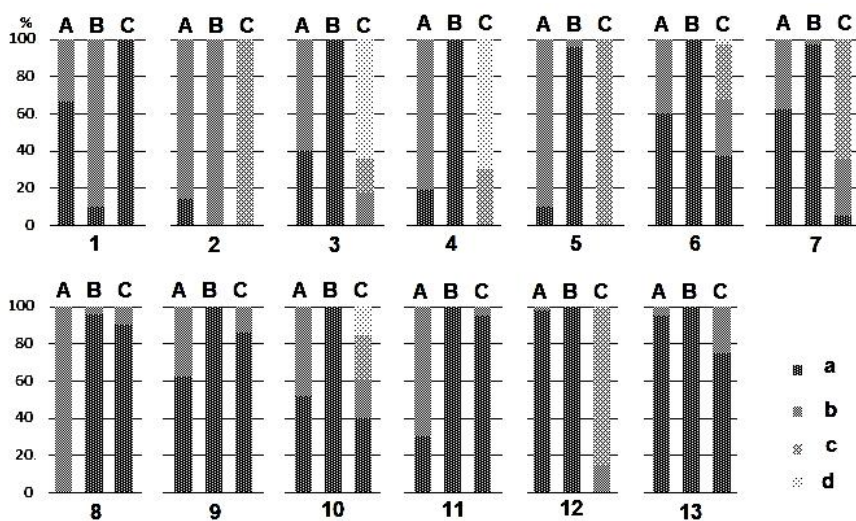


Рис. 3.37. Частоты встречаемости состояний основных качественных признаков *Poa glauca* s. l. в популяциях 1–13:

A: a – каллус голый; b – опушенный; B: a – ось колоска голая; b – опушенная; C: a – язычок верхнего листа равный или менее 1 мм; b – более 1 мм, но менее 1.5 мм; c – равный или более 1.5 мм, но менее 2; d – равный или более 2 мм; 1 – Torne Lappmark; 2 – Hajardalen; 3 – Хайрынтаксыл; 4 – Някшинда; 5 – Дудинка-Ермиловское; 6 – м. Котельниковский (Байкал); 7 – Мугур; 8 – Кадрин; 9 – Шоон-Хем; 10 – Дюре; 11 – Бель; 12 – Чебдар; 13 – Уйкараташ

Для более точной оценки расхождений и для выявления возможных закономерностей и характера внутривидовой дифференциации были привлечены статистические методы. Были изучены три географические расы *P. glauca* s. l.: скандинавская, северосибирская и южносибирская с объемом выборок соответственно 119, 71 и 205 особей. Всего было использовано 19 количественных признаков, вычислены средние арифметические значения признаков с их дисперсиями, коэффициенты вариации, коэффициенты корреляций между признаками (Олонова, 1998а).

Кроме того, данные были проанализированы методами многомерной статистики. Для выявления возможных морфологических различий между тремя исследованными географическими расами *P. glauca* данные были подвергнуты анализу по методу главных компонент.

Анализ всего массива данных по методу главных компонент показал целостность материала (рис. 3.38) и приблизительное совпадение центров всех трех рас. На графике разброса точек видно, что сибирская и скандинавская расы варьируют приблизительно в одних и довольно широких пределах, в то время как разброс объектов северо-

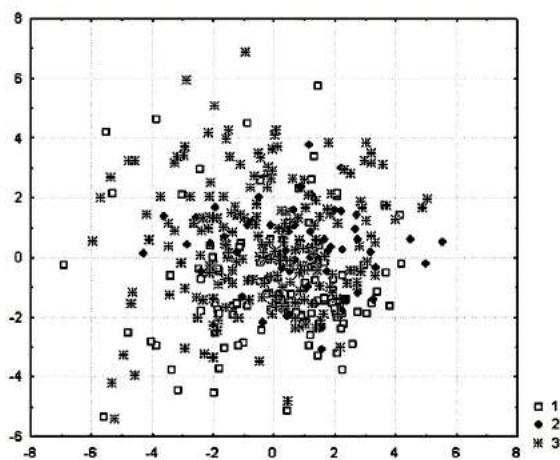


Рис. 3.38. Проекция объектов выборок из трех географических рас *Poa glauca* в осях I (ось абсцисс) и II (ось ординат) главных компонент: 1 – Северная Сибирь; 2 – Скандинавия; 3 – Южная Сибирь

сибирской выборки оказался намного уже, т.е. северосибирская раса оказалась более выровненной по включенным в анализ признакам.

Для того чтобы максимально выявить различия между группами, данные были подвергнуты дискриминантному анализу. Проведенный анализ показал заметные морфологические различия между тремя географическими расами. Это следует и из существенного совпадения между группами, изначально классифицированными по географическому принципу, и группами А, В и С, полученными в результате переклассификации по комплексу включенных в анализ морфологических признаков (табл. 3.23). Анализ показал, что хотя расы и перекрываются, особенно северосибирская и южносибирская, различия между ними заметны. Сибирские расы различаются главным образом по II канонической оси, отражающей изменчивость таких признаков, как длина веточек метелки, число колосков на веточке и длина язычка. Скандинавская раса отличается от обеих сибирских по I канонической оси, обусловленной главным образом длиной верхней колосковой чешуи и длиной колоска. Северосибирская раса при этом отличается от скандинавской еще и по II оси.

Таблица 3.23. Результат дискриминантного анализа *Poa glauca* по географическим группам

Классификационная матрица					Коэффициенты для канонических переменных (значения ниже 0.5 опущены, названия переменных V в тексте)			
Группа	% соответствия	Группа, переклассифицированная по морфологическим признакам			I		II	
		A	B	C	V16	0.582	V12	0.639
1	83.051	98	4	16	V15	– 0.536	V13	0.543
2	69.014	3	49	19			V8	0.504
3	88.406	11	13	183				
Общая	83.333	112	66	216				

Р.Л. Берг с коллегами (1973), исследуя влияние стабилизирующего отбора на дивергенцию видов в роде *Veronica*, показали, что независимость от среды выражается прежде всего в стабильности органа или его части, которые не изменяются, несмотря на самые разнообразные изменения условий обитания. Корреляции между признаками организма отражают эту независимость от внешнего мира. При исследовании *P. glauca* выявилось наличие двух групп скоррелированных морфологических признаков: вегетативных и генеративных, что обеспечивает практическую независимость генеративных признаков от среды. По-видимому, на изменения среды реагируют лишь вегетативные признаки, а генеративные благодаря скоррелированности и независимости от вегетативных остаются более или менее постоянными. Коэффициенты вариации признаков также подтверждают это – наиболее изменчивыми являются вегетативные признаки, коэффициенты вариации генеративных признаков значительно ниже (Олонова, 1998а).

Слабая скоррелированность вегетативных признаков в южносибирской группе позволяет им варьировать независимо друг от друга, приспосабливаясь к самым разнообразным условиям гор Южной Сибири. Этим, очевидно, объясняется необыкновенное разнообразие форм *P. glauca* в Южной Сибири, наблюдаемое в природе и при визуальном изучении гербарных материалов и подтверждающееся результатами дискриминантного анализа.

Таким образом, результаты исследований указывают на внутривидовую дифференциацию *P. glauca* по совокупности морфологических признаков и наличие на территории Евразии трех эколого-географических рас этого вида. Поскольку доста-

точно глубокая дифференциация этого комплекса очевидна, возникает вопрос: какие же таксоны представлены на территории Сибири?

Просмотр обширного гербария из Скандинавии, а также материалов, хранящихся в С, К, ВМ, О, US и гербариях нашей страны, знакомство с оригинальным диагнозом и рисунком, а также диагнозами близких видов убедило в том, что тип *P. glauca* s. str. – это действительно относительно мезоморфное растение, с чертами *P. nemoralis*, более всего характерное для гор Скандинавии и других европейских горных систем. Можно предположить, что эта форма является результатом интрогрессивной гибридизации *P. nemoralis* и некоторой анцестральной криоксероморфной формы, которая, как показали гербарные материалы, широко распространена по всему ареалу *P. glauca*. Она встречается и в Скандинавии, но значительно реже, чем описанная в качестве типа, и главным образом в более северной горной части полуострова, и на Шпицбергене. На гербарных этикетках многих таких образцов значатся предыдущие определения как *P. caesia* и *P. balfourii*, замененные позднее на *P. glauca*. Сообразно с логикой, сходные с типом скандинавские образцы, имеющие гибридное происхождение, следовало бы рассматривать в качестве отдельного гибридогенного вида (*P. nemoralis* × анцестральный криоксероморфный вид) в составе агрегата *P. glauca*. Затем выяснить, к какому из множества уже описанных видов и морфологически, и географически ближе вторая (анцестральная) родительская форма, и отнести к ней почти все то, что в течение более чем двухсот лет называлось *P. glauca* и на всем протяжении его обширного ареала обросло подвидами, разновидностями и формами. Однако польза от такой номенклатурной комбинации, да еще при невыясненной генетической ситуации представляется весьма сомнительной. По-видимому, следует сохранить для всего широко распространенного и полиморфного вида название *P. glauca*, но при этом не забывать, что тип этого вида, скорее всего, имеет гибридное происхождение с участием *P. nemoralis*.

Проведенные исследования заставляют предполагать, что агрегат *P. glauca* является гибридогенным комплексом, представленным на территории Сибири по меньшей мере шестью видами, соединенными между собой переходными формами. На основании морфолого-географического исследования можно признать, что в горах Южной Сибири помимо типового вида обитает более мезоморфный *P. altaica*, представляющий собой, по-видимому, криоморфную расу гумидных высокогорий Алтая, которая, в свою очередь, связана с еще более мезоморфным *P. shapshalica*. Последний до выяснения истинного родства и статуса тоже может быть отнесен к агрегату *P. glauca*. Что касается *P. tristis*, то морфологическое сходство ее типа с *P. altaica* заставляет согласиться с мнением Н.Н. Цвелева, рассматривающего *P. tristis* как синоним этого вида.

На севере Сибири обитает *P. bryophila*, возможно действительно представляющий собой гибрид между *P. glauca* и *P. arctica* и получивший от последнего опушение между жилками нижних цветковых чешуй, закрепившееся в условиях Арктики. С другой стороны, опушение у этого вида может быть первичным, полученным от предка, предположительно принадлежавшего к секции *Abbreviatae*. И наконец, оно может быть результатом вторичной гибридизации с *P. abbreviata*. В любом случае морфологически этот вид очень близок к *P. glauca*, поэтому рассматривается в составе этого агрегата. *Poa litviniviana* – обычный вид высокогорий Средней и Центральной Азии. Тип этого вида несомненно принадлежит к агрегату *P. glauca*, но он, как и центральный вид агрегата, тесно связан переходными формами с агрегатом *P. attenuata*. Тем не менее, поскольку «чистые» популяции этого вида все же значительно ближе к *P. glauca*, по-видимому, будет правильнее рассматривать этот вид в составе этого агрегата. *Poa litviniviana* –

более ксероморфная раса, обычно совершенно лишенная пучка характерных волосков на каллусе нижней цветковой чешуи. Сохраняется видовой статус и за *P. anadyrica*, несмотря на его морфологическое сходство с *P. litviniviana*. Нижние цветковые чешуи обоих этих видов лишены характерного пучка волосков на каллусе, но, принимая во внимание, что это разные расы, соответственно можно предположить, что за время, прошедшее после плейстоценового оледенения (если они вообще когда-либо произрастали совместно), в изолированных группах популяций вполне могли накопиться изменения на уровне генотипа. Поэтому до выяснения деталей родства и взаимоотношений с другими видами они могут рассматриваться в составе агрегата *P. glauca* как отдельные виды.

Относительно *P. turzcaninovii* и *P. evenkiensis*, по-видимому, следует согласиться с мнением Н.Н. Цвелева и отнести их к синонимам центрального вида агрегата. Типовые образцы этих видов морфологически очень сходны с *P. glauca*, массовые сборы этих видов отсутствуют, последний вообще описан по единственному сбору.

Как уже упоминалось выше, *P. glauca* легко гибридизирует с близкими видами, образуя при этом гибридогенные комплексы, члены которых в целом обнаруживают одинаковую морфологическую близость с обоими предполагаемыми родительскими видами, поэтому рассматриваются как отдельные комплексы.

Aggr. *P. balfourii* объединяет популяции (виды), образовавшиеся в результате гибридизации *P. glauca* и *P. nemoralis*. В Сибири к этому комплексу относится *P. tanfiljewii* Roshev. Этот вид, приводящийся Н.Н. Цвелевым (1976а) помимо Северной Европы, для Кавказа, Средней Азии и Сибири (Алтай, Ангаро-Саянский район и Даурия), был описан Р.Ю. Рожевицем из северо-восточной Европы (Тиманская тундра, берег Печоры у Курабаза между Виской и Оксиньиным. 8 VIII 1892. Г. Танфильев). Главным отличием этого вида от *P. nemoralis* является голый каллус нижней цветковой чешуи. Н.Н. Цвелев (1964), признавая видовой ранг *P. tanfiljewii*, указывает, что хотя в секции *Stenopoa* пучок волосков на каллусе нижней цветковой чешуи в целом развит относительно слабо и имеет тенденцию к полному исчезновению, у *P. nemoralis* этот пучок почти всегда хорошо развит, а особи с голым каллусом сосредоточены в Северном Приуралье, что позволяет сохранить *P. tanfiljewii* видовой статус. В более поздней работе Н.Н. Цвелев (1974б), отмечая полиморфизм и гибридную природу этого вида, указывает, что он, как и *P. nemoralis*, имеет очень короткие язычки листьев и, как правило, опушенную ось колоска. Однако, в отличие от лесного *P. nemoralis*, *P. tanfiljewii* обитает на лугах, приречном аллювии и обнажениях коренных пород. Отсутствие пучка волосков и далеко выступающие из влагалищ верхнего листа стебли, более жесткие, чем обычно бывают у *P. nemoralis*, позволили Н.Н. Цвелеву сблизить этот вид с *P. glauca*, а отсутствие последнего в Северном Приуралье – месте обычной локализации *P. tanfiljewii* (как известно, там находится разрыв ареала циркумполярного *P. glauca* s. l.) – служит доказательством того, что этот вид возник путем интрогрессивной гибридизации *P. nemoralis* с реликтовыми, оставшимися со времени позднеледниковья, популяциями *P. glauca* и, возможно, *P. palustris*. При этом указывается, что многие популяции *P. palustris* из Сибири, в частности из Саян и Енисейского края, также приближаются к этому виду.

Знакомство с типовыми материалами *P. tanfiljewii* показало, что это растения совершенно своеобразного облика и ничего подобного на территории Южной Сибири нами не отмечалось, а если и было бы найдено, вероятнее всего было бы отнесено к гибридам с *P. glauca*, настолько заметно влияние этого вида на облик *P. tanfiljewii*. Тем не менее материалы с плато Путорана (восточная оконечность оз. Собачье, недалеко от устья р. Хоронен; ТК) вполне могут быть отнесены к *P. tanfiljewii*, что хо-

рошо согласуется с предположением Н.Н. Цвелева о возможности нахождения этого вида на территории Сибири.

Aggr. *P. crymophila* Keng ex C. Ling. *Poa glauca*, по-видимому, легко гибридизирует не только с *P. nemoralis* и *P. attenuata*, но и с мезоксероморфными видами, входящими в состав агрегата *P. versicolor*. Образовавшиеся в результате такой гибридизации многочисленные популяции нередко в равной мере сходны с обоими родительскими видами, поэтому не могут быть присоединены ни к тому, ни к другому агрегату. Выход из создавшегося положения видится в том, чтобы до выяснения родства и действительного статуса таксонов, произошедших предположительно в результате гибридизации *P. glauca* s. l. и *P. versicolor* s. l., объединить их в один гибридогенный агрегат. Наиболее характерным видом этого родства является китайский вид *P. crymophila*. В Сибири к этому агрегату относится *P. pseudoaltaica* (Olonova) Olonova – алтае-саянская раса, возникшая предположительно в результате гибридизации *P. glauca* s. l. и *P. versicolor* s. l. Первоначально этот вид рассматривался в качестве подвида политипического гибридогенного вида *P. araratica* Trautv., поскольку именно этот вид был описан ранее всех других, предположительно имеющих происхождение от *P. glauca* s. l. и *P. versicolor* s. l. (Zhu et al., 2006). Тем не менее практика придания гибридогенным комплексам статуса политипических видов не оправдала себя, тем более что происхождение *P. araratica* в результате гибридизации *P. glauca* s. l. и *P. versicolor* s. l. далеко не бесспорно. Внимательное изучение типа *P. araratica* (Armenia, in monte Ararat major, lac. Kupgöl. 8 VIII 1871. G. Radde; LE!) позволяет предполагать значительно большую близость этого вида к *P. glauca* и *P. attenuata*, чем к *P. versicolor* s. l.

Поскольку представители *P. pseudoaltaica* морфологически отличаются от обоих предполагаемых родительских видов, занимают свою экологическую нишу и имеют более или менее хорошо очерченный ареал, представляется более удобным рассматривать эту расу в ранге вида в составе агрегата *P. crymophila* Keng, включающего многочисленные популяции, возникшие предположительно в результате гибридизации *P. glauca* s. l. и *P. versicolor* s. l. Представители этого гибридогенного комплекса широко распространены в Центральной Азии, в местах контакта родительских видов и представляют собой огромное разнообразие форм неясного таксономического статуса. Многие из них были описаны как виды, но и их статус, и действительное родство нуждаются в подтверждении при помощи молекулярно-генетических методов.

Гербарные образцы, по которым был описан этот подвид, Л.П. Сергиевской и В.В. Ревердатто были отнесены к *P. altaica*, но они существенно отличаются от типа и морфологически и экологически: морфологически они приближаются к *P. stepposa* и, в отличие от высокогорного *P. altaica*, всегда обитают в подгольцовом поясе.

Aggr. *P. albertii* Regel. Если морфологическая близость *P. litviniviana* к *P. glauca* s. str. несомненна, этого нельзя сказать о многих предположительно гибридогенных популяциях, где признаки *P. glauca* и *P. attenuata* представлены приблизительно в равных пропорциях и не ясно, к какому из родительских видов (или агрегатов) их следует относить. Такие популяции предлагается рассматривать в рамках агрегата *P. albertii*. Центральный вид агрегата – *P. albertii* Regel – был описан из Джунгарского Алатау. Исследование типового материала – лектотипа «Dschungarischer Alatau, 7000-8000 f., Aug 1878. A. Regel» (LE!), избранного Н.Н. Цвелевым (1976a), а также «Sairam, 1877, VII, A. Regel», «Alexandergebirge – Karaburu(fra?), 1976, A. Regel» и «Aktube pr. Kuldzha 3-3500 f. 13.5. 1877. A. Regel», (LE!) позволяет предполагать, что этот вид произошел в результате гибридизации между *P. attenuata* и *P. glauca*, которые нередко произрастают совместно в высокогорьях Средней

и Центральной Азии и достигают Алтая. Похоже, что в результате гибридизации этих двух видов образовалась целая серия популяций разного, часто неясного таксономического ранга, многие из которых были описаны как виды. Поскольку нет исчерпывающих данных даже о морфологической изменчивости этих видов, не говоря уже о молекулярно-генетических исследованиях, представляется целесообразным пока рассматривать их в составе агрегата *P. albertii*. В частности, уже упоминавшийся *P. rangkulensis*, а также многочисленные центральноазиатские виды, не заходящие на территорию России, также по своему происхождению могут быть отнесены к этому агрегату.

Aggr. *P. compressa* L. настолько далеко отстоит как от видов родства *P. nemoralis* и *P. palustris*, так и от *P. glauca* s. l., что, как уже было сказано, долгое время относился к другой подсекции. Тем не менее он легко гибридизирует и с этими видами, и с *P. sphondylodes*.

В последние годы *P. compressa* проник на территорию Западной Сибири и довольно широко распространился на нарушенных местообитаниях (на насыпях вдоль шоссейных и железных дорог, на отвалах горной породы), образовав гибридные популяции, в которых можно проследить весь морфологический переход от одного родительского вида к другому (Олонова, Gao, 2014; Олонова, Горина, Мезина, 2015).

Исследования показали, что в сложном и полиморфном роде *Poa* секция *Stenopoa* представляет собой целую систему крупных взаимосвязанных гибридогенно-апомиктических комплексов, состоящих из видов, подвидов и гибридогенных групп неясного таксономического ранга. Для выяснения родства и статуса многих описанных видов требуется дополнительное исследование с применением молекулярно-генетических методов. Тем не менее объединение всех близких видов в один гигантский комплекс лишило бы полезной информации и ботанико-географов, и геоботаников, и флористов, поэтому вряд ли оправданно. Кроме того, не располагая точными сведениями о происхождении групп, легко допустить ошибки при группировке таксонов.

Глава 4

КЛАССИФИКАЦИЯ РОДА И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ СИБИРСКОЙ ГРУППЫ МЯТЛИКОВ

4.1. Классификации рода *Poa*

Как известно, конечной целью систематики является создание системы, которая бы отражала эволюционную историю входящих в нее видов. Вместе с тем построение классификации живых организмов, отражающей филогенетические связи между таксонами и наиболее вероятную их эволюцию, является одной из наиболее сложных задач систематики и биологической науки в целом (Солбриг О., Солбриг Д., 1982).

Род *Poa* – мятлик – был описан К. Линнеем (Linneus, 1753). На протяжении более чем полутора веков было предложено множество систем *Poa*, многие из которых включали виды мятликов, произрастающие на территории Сибири.

Одна из наиболее старых систем рода *Poa* принадлежит В. Dumortier (1823), который разделил его на три секции – *Homalopoa*, *Stenopoa* и *Spizopoa*, причем в последнюю вошли такие виды, как *P. annua* L., *P. alpina* и *P. pratensis*, находящиеся, по современным представлениям, в довольно отдаленном родстве.

Следующая значительная ревизия рода принадлежала швейцарским исследователям Hegetschweiler и Nyman (1882, цит. по: Soreng, 1998). Они, как отмечает R.J. Soreng (1998), выделили на основании морфологических признаков множество родственных групп внутри рода, дав им названия, но не определив их ранг и не выделив типов, как того вскоре потребовали правила ботанической номенклатуры.

Е. Fries (1846), классифицируя мятлики Скандинавии, основное внимание уделял вегетативным органам и жизненной форме, отражающей способы ветвления, что также послужило искусственному объединению отдаленно родственных видов.

А. Grisebach (1853), обрабатывая флору для «Flora rossica», различал внутри рода две секции – *Eupoa* и *Psilantha*, причем большинство видов попало в первую, которая, в свою очередь, разделялась еще на две группы по признаку выраженности боковых жилок на нижней цветковой чешуе, в результате чего произошло объединение видов самого различного родства.

G. Bentham и J.D. Hooker (1883) предложили разделить род *Poa* на пять подродов – *Dioicopoa*, *Eupoa*, *Poidium*, *Pseudopoa* и *Leucopoa*, принимая во внимание помимо традиционных морфологических признаков однодомность или двудомность растений.

Е. Hackel (1887) в капитальной сводке А. Engler et К. Prantl «Die natürlichen Pflanzenfamilien» все описанные к тому времени виды рода объединил в три секции, исключая *Poidium* из состава рода и рассматривая *P. persica* в рамках секции *Pseudopoa*.

В начале XX в. Р. Ascherson и Р. Graebner (1900) предложили для европейских видов рода детально проработанную систему, которая в дальнейшем послужила основой для классификаций, разрабатываемых другими исследователями. В своей работе они, как отмечает R.J. Soreng (1998), опирались на классификацию, сделанную Hegetschweiler и Nyman. Большинство секций было определено ими на основании внеанговых групп, установленных этими авторами. Отвергнув их названия и дав им новые, Р. Ascherson и Р. Graebner официально придали этим внеанговым группам статус секций. Из ранее описанных секций ими была признана только

Homalopoa и подроды *Eupoa* и *Psilantha*. Первый разделили на две группы неясного ранга по степени выраженности боковых жилок на нижних цветковых чешуях. В группу *Leptoneurae* Doll. вошли виды со слабо выраженными боковыми жилками, а в группу *Pachyneurae* Asch. соответственно виды, у которых боковые жилки были выражены хорошо. Эти группы, в свою очередь, были разделены на секции: в группе *Leptoneurae* P. Ascherson и P. Graebner различали секции *Bolbophorum*, *Ochlopoa*, *Oreinos*, *Cenisia*, *Glaucopoa*, *Hylopoa* и *Tichopoa*, а в группе *Pachyneurae* приняли описанную Dumortier секцию *Homalopoa* и выделили новую секцию *Pandemos*. В результате система мятликов приняла следующий вид:

Poa subgen. *Eupoa* Hackel 1889 (in Ascherson et Graebner, 1900: 387)

Leptoneurae Döll, 1855, Fl. Baden 1:172

sect. *Ochlopoa* Asch. et Graebn., 1900, Syn. Mitteleur. Fl.: 387

sect. *Bolbophorum* Asch. et Graebn., 1900, Syn. Mitteleur. Fl.: 391

sect. *Oreinos* Asch. et Graebn., 1900, Syn. Mitteleur. Fl.: 400

sect. *Cenisia* Asch. et Graebn., 1900, Syn. Mitteleur. Fl.: 404

sect. *Glaucopoa* Asch. et Graebn., 1900, Syn. Mitteleur. Fl.: 405

sect. *Hylopoa* Asch. et Graebn., 1900, Syn. Mitteleur. Fl.: 406

sect. *Tichopoa* Asch. et Graebn., 1900, Syn. Mitteleur. Fl.: 419

Pachyneurae Asch., 1864, Fl. Brand. 1: 847

sect. *Homalopoa* Dumort., 1823, Observ. Gramin. Belg.: 110, 113

sect. *Pandemos* Asch. et Graebn., 1900, Syn. Mitteleur. Fl.: 425

sect. *Pseudofestuca* Asch. et Graebn., 1900, Syn. Mitteleur. Fl.: 434

subgen. *Psilantha* (K.Koch) Boiss., 1883, Fl. Orient. 5: 599.

Своеобразную систему мятликов предложил Н. Oettingen (1925), положивший в основу своей классификации различия в характере трихом на килях верхней цветковой чешуи. На основании этого признака им были выделены секции *Pilosae*, *Semipilosae*, *Dentatae* и *Pectinatae*. Эта система оказалась более естественной, чем те, которые были основаны только на признаках вегетативных органов, однако использование единственного признака для классификации такого крупного и полиморфного рода привело к обычному в таких случаях искусственному объединению таксонов, находящихся в отдаленном родстве. Как и в системах Дюмортье и Фриза, в системе Эттингена в одну группу попадали виды, совершенно далекие по своему происхождению.

С.А. Lindman (1926), классифицируя мятлики Скандинавии, взял за основу систему, предложенную Ашерсоном и Гребнером, несколько упростив ее, отказавшись от выделения подродов и восстановив названия некоторых секций, которые считал приоритетными. Однако, как отмечает в своем обзоре R.J. Soreng (1998), поскольку ранг их не был установлен, они так и оставались безранговыми. Были также объединены секции *Hylopoa* и *Glaucopoa*, и тем самым секция *Stenopoa* восстановлена в том объеме, в каком понимал ее Дюмортье.

Оригинальную классификацию огромной группы мятликов, произрастающих на территории СССР, предложил Р.Ю. Рожевиц (1934), отказавшийся от секционного деления и объединивший все мятлики, встречающиеся тогда на территории СССР, в 16 рядов:

1. Ser. *Bulbosae* Roshev.
2. Ser. *Annuae* Roshev.
3. Ser. *Nivicolae* Roshev.
4. Ser. *Sibiricae* Roshev.
5. Ser. *Trivialis* Roshev.
6. Ser. *Pratenses* Roshev.
7. Ser. *Palustres* Roshev.

8. Ser. *Stepposae* Roshev.
9. Ser. *Sterilis* Roshev.
10. Ser. *Lanatiflorae* Roshev.
11. Ser. *Arctica* Roshev.
12. Ser. *Alpinae* Roshev.
13. Ser. *Pamirica* Roshev.
14. Ser. *Dshungaricae* Roshev.
15. Ser. *Malacantha* Roshev.
16. Ser. *Crassiculmae* Roshev.

При выделении рядов автор руководствовался главным образом строением генеративных органов, в частности, нижней цветковой чешуи. В некоторых случаях принималась во внимание и экологическая приуроченность. Н.Н. Цвелев (1964) отмечает, что обработка Р.Ю. Рожевицем рода *Poa* во «Флоре СССР» несомненно явилась большим достижением, однако в настоящее время сильно устарела, так как в свете последних данных ряды, которые автор выделяет в роде мятлик, во многих случаях содержат очень разные по происхождению виды.

V. Jirasek (1935a) предложил систему чехословацких мятликов, взяв за основу классификацию Ашерсона и Гребнера, но еще более усложнив ее за счет выделения подсекций внутри некоторых секций. В частности, им было предложено разделение секции *Stenopoa* на две подсекции – *Breviligulatae* Jir., куда вошли мезоморфные виды, короткоязычковый *P. nemoralis* и длинноязычковый *P. palustris*, и *Longiligulatae* Jir., которая объединила ксероморфные виды как с коротким, так и с длинным язычком. Однако в свете изученных особенностей распределения качественных признаков, маркирующих родственные группы видов, такое подразделение секции не представляется естественным. Изучение этой большой и сложной группы мятликов позволяет согласиться с Н.Н. Цвелевым (1974б), считающим *P. nemoralis* и *P. palustris* наиболее древними видами секции *Stenopoa*. Вероятнее всего, они дали начало двум эволюционным линиям, лишь частично объединившимся в результате гибридизации (гибридогенные комплексы *P. urssulensis* и т.д.). В ходе эволюции обе линии дают ксероморфные виды (Олонова, 2002, 2006), но сходство между ними чисто конвергентное, основанное на сходстве адаптивных признаков, а не на признаках родства.

В основе системы, предложенной J.A. Nannfeldt (1935), также лежит классификация Ашерсона и Гребнера, однако в своих построениях автор принимал во внимание не только морфологическое строение, но и учитывал данные анатомии и биологии видов. Наннфельдом была выделена секция *Abbreviatae*, к которой вначале был отнесен единственный вид *P. abbreviata* R. Br.

A.S Hitchcock (1935), исследуя мятлики США, включил в свою систему секции *Annuae*, *Palustres*, *Alpinae*, *Pratenses* и *Homalopoa*, описанные из Европы, а также дополнил ее американскими *Epiles*, *Scabrellae* и *Nevadenses*. V.L. Marsh (1952), тоже исследовавший североамериканские мятлики, выделил в своей системе три подрода – *Dioecia*, в которую включил произрастающие в Америке двудомные мятлики; большой подрод *Pistillata*, куда вошла основная масса видов, и подрод *Secundae*, объединивший очень своеобразную группу американских мятликов.

N. Nylander (1953), подобно многим европейским исследователям, построил свою систему на базе классификации Ашерсона и Гребнера, выделяя в качестве подрода секцию *Ochlopoa* и помещая в отдельную секцию *Coenopoa* оригинальный вид *P. trivialis* L.

Y.-L. Keng (1959) в своих построениях придерживался и принятой в Европе системы Ашерсона и Гребнера, и системы Рожевица. В предложенной им системе мятлики выстраиваются в ряды, которые, в свою очередь, объединяются в семь секций,

в основном принятых в классификациях европейских исследователей. Тем не менее в один ряд *Pratenses* секции *Eupoa* помимо *P. pratensis*, *P. angustifolia*, *P. alpigena* и китайских видов *P. stenachyra* Keng и *P. dolicochrya* Keng, близких к *P. pratensis*, у него попадают такие виды, как *P. compressa* L. и даже *P. tibetica* Mungo, который в настоящее время относится к другому подроду (Soreng, 2007) и даже роду (Пробатова, 1985).

Н.Н. Цвелев (1964) разработал новую систему секционного подразделения *Poa* с учетом признаков, принятых для классификации Дюмортье, Ашерсоном и Гребне-ром, Хиландером, Наннфельдом и другими зарубежными ботаниками. Эта система была использована им при обработке рода *Poa* для «Арктической флоры СССР». В этой системе, однако, *P. pseudoabbreviata* был включен в секцию *Oreinos*, хотя и отмечается обособленное положение этого вида.

В течение последующего времени на территории бывшего СССР проводилась большая работа по изучению мятликов отдельных регионов, при этом пересматривалась и корректировалась система рода. Так, Е.Н. Пояркова (1965), критически пересмотревшая систему рода в пределах флоры Украины с привлечением анатомических и других данных, так же как V. Jirasek (1935a), предложила разделить секцию *Stenopoa* на две подсекции – *Nemorales* Н. Пожарк. (с мезоморфными *P. palustris* и *P. nemoralis*) и *Steriles* Н. Пожарк., куда вошли ксероморфные виды секции. С этим также трудно согласиться (Олонова, 1999е), поскольку для того, чтобы классификация отражала естественную историю группы, т.е. была филогенетической, к чему мы по возможности стремимся, необходимо, как напоминают О. и Д. Солбриг (1982), чтобы все члены рассматриваемого таксона были близкородственными между собой и происходили от общего предка.

Н.С. Пробатова, обстоятельно изучившая мятлики советского Дальнего Востока (1969в, 1970, 1985 и др.), внесла свои изменения в существующую систему. На основе углубленного изучения *P. tibetica* и *P. subfastigiata* Trin. и близких к ним видов, привлекая помимо морфологических признаков данные анатомического строения и экологических особенностей, присущих этой группе, она обосновала правомерность выделения секции *Arctopoa*, к которой принадлежат эти виды, в качестве подрода. При дальнейшем, еще более детальном изучении этой группы Н.С. Пробатова (1974, 1995) пришла к выводу, что правильнее рассматривать *Arctopoa* в качестве самостоятельного рода, поскольку эта группа мятликов настолько обособлена внутри рода, что представители подродов *Poa* и *Arctopoa* имеют между собой значительно меньше общих черт, чем с другими близкими родами. В типовой секции типового подрода Н.С. Пробатова выделяет две подсекции – *Glareosae* (Stapf) Prob. (позднее она была названа *Malacanthae*), соответствующую ряду *Malacanthae* Рожевица, и подсекцию *Pratenses* V. Jirásek. Кроме того, ею были выделены секции *Sibiricae* и *Nivicolae*. В секции *Stenopoa* Н.С. Пробатова (1969, 1985), так же как и V. Jirásek (1935a), и Е.Н. Пояркова (1965), различает две подсекции, включая в одну из них мезоморфные, а в другую – ксероморфные виды.

Н.Н. Цвелев, продолжая изучать род мятлик, многократно усовершенствовал его систему. В работе «К систематике мятликов (*Poa* L.) европейской части СССР» (Цвелев, 1972б) он объединяет и относит к секции *Poa* секции *Alpinae*, *Bolbophorum* и *Nivicolae*, выделенные главным образом по форме роста и характеру возобновления. Однако при обработке мятликов для «Флоры Северо-Востока европейской части СССР» Н.Н. Цвелев (1974в) рассматривает *P. alpina* в рамках секции *Bolbophorum*, т.е. вновь исключает этот вид из секции *Poa*. В своей фундаментальной работе «Злаки СССР» Н.Н. Цвелев (1976а) внес дальнейшие усовершенствования в систему рода. Для того чтобы наиболее полно отразить генетические связи отдельных групп мятликов, он подразделяет сложные секции на подсекции, учитывая при

этом признаки самого разного характера. Н.Н. Цвелев признал правомерность выделения Н.С. Пробатовой подрода *Arctopoa* и, в свою очередь, принял в нем две секции – типовую и секцию *Aphydris* с типом *P. subfastigiata*. В новой системе был сохранен объем типовой секции, принятой автором в системе мятликов европейской части СССР (Цвелев, 1972a), с выделением внутри ее четырех подсекций – *Caespitosae* (тип *P. alpina*), *Bulbosae* (тип *P. bulbosa*), типовой и *Nivicolae* (тип *P. nivicola* Kom.). В систему была включена секция *Abbreviatae*, а также признается правомерным подразделение секции *Stenopoa* на две подсекции с выделением *P. compressa* в отдельную подсекцию *Tichopoa*:

Subgen. *Arctopoa* (Griseb.) Prob., 1971, Новости сист. высш. раст. 8:34.

Sect. *Aphydris* (Griseb.) Tzvelev, 1974, Новости сист. высш. раст. 11:25.

Sect. *Arctopoa* (Griseb.) Tzvelev, 1964, Арктическая фл. СССР 2:121.

Subgen. *Poa*;

Sect. *Poa*;

Subsect. *Caespitosae* V. Jirásek, 1935, Vest. Kral. Ces. Spol. Nauk. 2:3

Subsect. *Bulbosae* V. Jirásek, 1935, Vest. Kral. Ces. Spol. Nauk. 2:3.

Subsect. *Poa*;

Subsect. *Nivicolae* (Roshev.) Tzvelev, 1974, Новости сист. высш. раст. 11:27.

Sect. *Homalopoa* Dumort., 1823 [1824], Observ. Gramin. Belg. :110, 113.

Sect. *Macropoa* F. Herm. ex Tzvelev, 1972, Новости сист. высш. раст. 9:49.

Sect. *Oreinos* (Asch. et Graebn.) V. Jirásek, 1935, Vest. Kral. Ces. Spol. Nauk. 2:3.

Sect. *Ochlopoa* (Asch. et Graebn.) V. Jirásek, 1935, Vest. Kral. Ces. Spol. Nauk. 2:3.

Sect. *Coenopoa* Hyl., 1953, Bot. Not. 3:354.

Sect. *Abbreviatae* Nannf. ex Tzvelev, 1974, Новости сист. высш. раст. 11:27.

Sect. *Stenopoa* Dum., 1823 [1824], Observ. Gramin. Belg.:110, 1132.

Subsect. *Stenopoa*

Subsect. *Tichopoa* (Asch. et Graebn.) Maire, 1955, Flora Afr. Nord. 3:95.

J. Edmondson (1978, 1980), классифицируя мятлики Европы, различает два подрода – *Dioicopoa* (с единственным заносным двудомным видом) и *Poa*, внутри которого, в свою очередь, признает 13 секций, из которых две – *Leptophyllae* J. R. Edm. (тип *P. stiriaca* Fritsch. et Haget ex Dorfler) и *Nanopoa* J. R. Edm. (тип *P. trichophylla* Heldr. et Start ex Boiss.) – описаны им впервые, а также включает *P. alpina* и *P. bulbosa* в секцию *Bolbophorum*.

Н.С. Пробатова (2006) сравнительно многочисленную группу гибридогенных видов, сформировавшихся в результате гибридизации различных представителей секций *Poa* и *Stenopoa*, объединяет в новую секцию *Poastena* Prob.

Все вышеперечисленные классификации строились на основе классических морфолого-географических методов и носили в основном региональный характер.

В конце прошлого века появляются и вскоре приобретают очень большое значение для реконструкции филогенеза и построения филогенетических схем методы молекулярно-генетического анализа, основанные на прямом исследовании генома различных организмов. Молекулярно-генетические методы исследования позволяют более точно установить родственные отношения между таксонами. Они дали начало новому направлению – геносистематике. Значение этих методов для выявления родственных отношений и филогенеза трудно переоценить, особенно при исследовании морфологически сходных групп и гибридогенных комплексов (Wolfe et al., 1998; Шанцер, Войлокова, 2008; Шанцер, Кутлунина, 2010). Тем не менее нельзя недооценивать и данные классической систематики, особенно на начальных этапах исследования (Lammers, 1999; Антонов, 2000; Шнеер, 2005 и др.).

Поскольку сравнение больших массивов числовых данных невозможно без использования компьютерной техники, широкое распространение получил кладиستي-

ческий метод филогенетических исследований, предложенный W. Hennig (1966). Основным достоинством этого метода является то, что он делает попытку более объективно оценить родственные отношения между таксонами, вне зависимости от степени их морфологического сходства. Отличаясь логической строгостью, кладистика облегчает создание вычислительных алгоритмов для использования компьютеров при анализе многочисленных данных, но в то же время не лишена серьезных недостатков. В частности, кладистика не признает сетчатой эволюции и адаптивной радиации и все многообразие путей видообразования сводит к дихотомии, постулируя прекращение существования материнского вида в результате образования двух дочерних. Вследствие этого «деревья», полученные при помощи кладистических методов, не будут адекватно отражать место таксонов, образовавшихся в результате гибридизации.

R.J. Soreng (1990), используя молекулярные методы, получил первые «деревья» для рода *Poa*, справедливо при этом замечая, что, поскольку у мятликов обычны и полиплоидия, и гибридизация, и апомиксис, эти деревья не могут отражать полную картину эволюционных событий. Анализ выявил наличие пяти основных клад и пяти субклад. Сопоставление и сравнение «деревьев», полученных в ходе анализа хлоропластной ДНК и традиционной классификации, показали, что в целом они неплохо согласуются, хотя есть и некоторые расхождения. С учетом всех имеющихся данных, полученных с помощью как традиционных, так и молекулярных методов, R.J. Soreng предложил новую классификацию *Poa*. Кроме того, названия внутривидовых таксонов были им приведены в соответствие с Международным кодексом ботанической номенклатуры и произведена необходимая типификация. Из евразийских таксонов изменения коснулись подсекций *Bolbophorum* и *Caespitosa* (принадлежащие к этим подсекциям *P. bulbosa* и *P. alpina* оказались настолько удаленными как друг от друга, так и от типовой подсекции, что было решено рассматривать их в качестве секций), рода *Arctopoa* (его было решено оставить в роде *Poa* в качестве подрода), также были высказаны новые предположения относительно происхождения *P. compressa*.

Дальнейшие молекулярные исследования (Soreng et al., 1990; Gillespie et al., 1997; Soreng, Davis, 2000; Gillespie, Boles, 2001 и др.) позволили выдвинуть новые филогенетические гипотезы, установить вероятность внутривидовой гибридизации и интрогрессии, охарактеризовать внутривидовую изменчивость некоторых видов. В то же время R.J. Soreng (1998) продолжил исследования на базе классических методов, улучшая имеющуюся систему, причем география исследования охватывала теперь уже не только Америку, но и Евразию.

В 2005 г. L.J. Gillespie и R.J. Soreng представили новое филогенетическое исследование *Poa*, охватывающее род в мировом масштабе. Оно основано на новых молекулярных данных, полученных L.J. Gillespie, и ставит целью проверку филогенетической гипотезы, высказанной R.J. Soreng (1998), и сравнение с имеющимися классификациями *Poa*. Полученная классификация представляет собой удачную попытку корректно совместить данные, полученные в результате молекулярного анализа и традиционного морфолого-географического метода. В результате с учетом клад, полученных в ходе молекулярно-генетического анализа, было выделено пять подродов (Gillespie, Soreng, 2005). При этом подроду *Andinae*, показавшему большее сходство с сестринскими группами, был придан ранг рода (Soreng, Gillespie, 2007; Gillespie, Archambault, Soreng, 2007), в то время как род *Eremopoa* был снова возвращен в состав *Poa* в качестве подрода (приоритетное название – subgen. *Pseudopoa* (K. Koch) Stapf). Предложенная L.J. Gillespie и R.J. Soreng система, построенная с учетом всех имеющихся данных, имеет следующий вид:

Subgen. *Arctopoa* (Griseb.) Prob., 1971, Новости сист. высш. раст. 8:34. (**ArcSyl clade**)

Sect. *Aphydris* (Griseb.) Tzvelev, 1974, Новости сист. высш. раст. 11:25.

Sect. *Arctopoa* (Griseb.) Tzvelev, 1964, Арктическая фл. СССР 2:121.

Sect. *Sylvestres* Soreng, 1998, Novon 8(2):188.

Subgen. *Ohlopoa* (Asch. et Graebn.) Hyl., 1953, Bot. Not. 3:354. (**BAPO clade**)

Sect. *Alpinae* (Nyman) Stapf, 1897 [1896], Fl. Brit. India 7(22):338.

Sect. *Arenariae* Stapf, 1897 [1896], Fl. Brit. India 7(22):338. (syn. sect. *Bolbophorum* Asch. et Graebn.)

Sect. *Micrantherae* Stapf, 1897 [1896], Fl. Brit. India 7(22):338. (syn. sect. *Ochlopoa* Asch. et Graebn.)

Sect. *Parodiochloa* (C.E. Hubb.) Soreng et L.J. Gillespie, 2005, Syst. Bot. 30(1): 97.

Subgen *Poa*

Supersect. *Homalopoa* (Dumort.) Soreng et L.J. Gillespie, 2007, Aliso 23:432. (**HAMBADD clade**)

Sect. *Acutifoliae* Potztl, 1969, Willdenowia 5(3):473.

Sect. *Anthochloa* (Nees et Meyen) Soreng et L.J. Gillespie, 2007, Aliso 23:431.

Sect. *Austrofestuca* (Tzvelev) Soreng et L.J. Gillespie, 2005, Syst. Bot. 30(1): 97.

Sect. *Brizoides* Potztl, 1969, Willdenowia 5(3):473.

Sect. *Dasypoa* (Pilg.) Soreng, 1998, Novon 8(2):187.

Sect. *Dioicopoa* E.Desv., 1854, Fl. Chil. 6:413.

Sect. *Homalopoa* Dumort., 1823 [1824], Observ. Gramin. Belg. :110, 113.

Sect. *Madropoa* Soreng, 1991, Syst. Bot. 16(3):512.

“*Australopoa*” species group

“*Punapoa*” species group

Supersect. *Poa* (**PoM clade**)

Sect. *Leptophyllae* J.R. Edm., 1978, Bot. Journ.of the Linnean Society. 76: 331.

Sect. *Macropoa* F. Herm. ex Tzvelev, 1972, Новости сист. высш. раст. 9:49.

Sect. *Nivicolae* (Roshev.) Prob., 1971, Новости сист. высш. раст. 8:48.

Sect. *Poa*

Subgen. *Pseudopoa* (K. Koch) Stapf, 1897 [1896], Fl. Brit. India 7(22):338. (syn. *Eremopoa* Rosh.)

Sect. *Pseudopoa* (K.Koch) Hack., 1887, Nat. Pflanzenfam. 2(2):73.

Subgen. *Stenopoa* (Dumort.) Soreng et L.J. Gillespie, 2007, Aliso 23:432. (**SPOSTA clade**)

Sect. *Abbreviatae* Tzvelev, 1974, Новости сист. высш. раст. 11:30.

Sect. *Oreinos* Asch. et Graebn., 1900, Syn. Mitteleur. Fl. 2:400.

Sect. *Pandemos* Asch. et Graebn., 1900, Syn. Mitteleur. Fl. 2:425.

Sect. *Secundae* Soreng, 1991, Syst. Bot. 16(3):513, 523.

Sect. *Stenopoa* Dumort., 1823 [1824], Observ. Gramin. Belg.:110, 1132.

Sect. *Tichopoa* Asch. et Graebn., 1900, Syn. Mitteleur. Fl. 2:419.

А также секции неопределенного родства:

Sect. *Glariosae* Stapf, 1897 [1896], Fl. Brit. India 7(22):342.

Sect. *Monandropoa* Parodi, 1962 [1963], Revista Argent. Agron. 29(1–2):17.

Sect. *Nanopoa* J. R. Edm., Bot. 1978, Journ.of the Linnean Society. 76:332.

Sect. *Pauciflorae* Pilg. ex Potztl, 1969, Willdenowia 5(3):473.

Sect. *Plicatae* Pilg. ex Potztl, 1969, Willdenowia 5(3):472.

Sect. *Siphonocoleus* Hitchc.

Эта система, как наиболее современная и обоснованная, была взята за основу в данной работе. Принятое авторами многоступенчатое деление с выделением подродов и надсекций представляется вполне оправданным, так как лучше отражает разную степень дифференциации рода в ходе эволюционных преобразований. Тем не менее следует признать правомерным выделение Н.С. Пробатовой подрода *Arctopoa* в отдельный род и выделение секции *Poastena*. Как отдельный род рассматривается и *Eremopoa*, подсекция *Malacanthae* рассматривается в ранге секции (*Cenisia*).

В линейной системе конспекта видов чрезвычайно трудно отразить эволюционные взаимоотношения между различными группами видов и векторы развития. В большинстве групп мятликов эволюция осуществляется по радиальному типу, в результате чего мы имеем дело с пучками «fascis» близкородственных видов, сформировавшихся в пределах общего предка (Юзепчук, 1946; Камелин, 2005). Наиболее ярко такой тип эволюции проявился в агрегате *P. pratensis*. Вместе с тем в секции *Stenopoa* наблюдаются ряды видов, связанных между собой отношениями предок – потомок. Гибридизация между этими ветвями делает линейное расположение таксонов еще более проблематичным.

4.2. Конспект рода *Poa* на территории Сибири

Распространение видов указывается как по литературным данным (Крылов, 1928; Grontved, 1942; Караваев, 1945, 1958а, б, в; Hulten, 1950, 1967, 1968, 1971; Marsh, 1950; Gleason, 1952; 1993; Polunin, 1959; Keng, 1959; Perring, Walters, 1962; Makino, 1963; Скрябин, 1964; Цвелев, 1964, 1968, 1974а, 1976а; Ohwi, 1965; Meusel et al., 1965; Тихомиров и др., 1966; Ребристая, 1966, 1977; Bocher et al., 1966; Cody, Porsild, 1968; Hitchcock, 1969; Павалаке, 1976; Прокудин, 1977; Melderis, 1978; Пешкова, 1979; Kitagawa, 1979; Porsild, Cody, 1980; Куваев, Лазарев, 1981; Грубов, 1982; Core, 1982; Hartmann, 1984; Пробатова, 1985; Федотова, 1988; Rajbhandari, 1991; Поспелова, 1995; Поспелова, Поспелов, 2007; Губанов, 1996; Zhu et al., 2006; Soreng, 2007), так и на основании просмотренных гербарных материалов и собственных данных. Для характеристики распространения мятликов в пределах Сибири было использовано районирование, предложенное Л.И. Малышевым и др. (2000), которое предусматривает подразделение Азиатской России на 13 флористических провинций. Принятые сокращения провинций: Сибирская аркто-гипарктическая – *Аркт.-Гип.*, Сибирская северо-восточная горно-гипарктическая – *Сев.-Вост.*, Урало-западносибирская бореальная – *Урал.-Сиб.*, Западносибирская гемибореальная – *Зап.-Сиб.*, Алтай-Енисейская горно-гемибореальная – *Алт.-Енис.*, Тунгусско-Ленская бореальная – *Тунг.-Лен.*, Байкальская гемибореальная – *Байк.* Распространение вне Сибири указано в скобках и приводится в соответствии со схемой, принятой Н.Н. Цвелевым (1976а), основанной на районировании, принятом во «Флоре СССР». По сравнению со схемой Н.Н. Цвелева районирование изменено в следующих деталях: Алтай-Енисейская провинция Сибири охватывает всю Алтайскую горную страну, европейская часть бывшего СССР рассматривается как Восточная Европа (Вост. Евр.), а Дальний Восток Советского Союза – как Российский Дальний Восток (Рос. ДВ).

Genus *Poa* L. Многолетние, реже однолетние растения, длиннокорневищные и дерновинные, с интравагинальными и экстравагинальными побегами возобновления. Стебли обычно прямостоячие, (5)10–120 см высоты, листовые пластинки от широких и плоских до щетиновидно-скрученных. Язычки пленчатые, 0.2–5(9) мм длины. Влагалища в разной степени замкнутые. Соцветие – метелка, раскидистая или сжатая, с короткими прижатыми к оси веточками. Колоски обыкновенно 2–6-цветковые, 2.5–8(10) мм длины. Колосковые чешуи 1–3 нервные, нижние цветко-

вые чешуи килеватые, в нижней части по килю и краевым жилкам обыкновенно опушенные, на каллусе нередко с пучком длинных извилистых волосков. Тычинки 3, пыльники 0.2–3(4) мм длины.

X=7. Род включает около 500 видов, распространенных преимущественно во внетропических районах обоих полушарий (Claiton, Renwoize, 1986).

Typus: *P. pratensis* L.

Subgen. *Ohlopoa* (Asch. et Graebn.) Nyl., 1953, Bot. Not. 1953: 354.

Однолетние или многолетние дерновинные растения, побеги нередко с луковичевидным утолщением при основании. Влагалища верхних стеблевых листьев замкнуты на 1/4–2/3(3/4) длины. Листовые пластинки плоские или вдоль сложенные. Метелки обыкновенно широкие или слабо сжатые. Веточки гладкие или шероховатые. Встречаются растения с пролиферируемыми (вивипарными) колосками. Пыльники 0.2–2 мм.

Typus: *P. annua* L.

Sect. *Alpinae* (Hegetschw. ex Nyman), 1897 [1896], Stapf. Fl. Brit. India 7(22):338.

Густодерновинные растения, побеги без луковичеобразного утолщения при основании, нижние цветковые чешуи опушенные по килю и краевым жилкам, а нередко и между жилками, каллус без пучка длинных волосков. Верхние цветковые чешуи по киллям с короткими волосками.

Typus: *P. alpina* L.

Basionim: *Poa* [unranked] *Alpinae* Hegetschw. ex Nyman

1. *P. alpina* L., 1753, Sp. Pl.:67, excl. var.; Крылов, 1928, Фл. Зап. Сиб., 2:287; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:411; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:103; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:140; Реверд., 1964, во Фл. Красноярск. кр., 2:87; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:88; Пешкова, 1979, во Фл. Центр. Сиб., 1:108; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:170; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 547; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 309. – **М. альпийский** (рис. 4.1, 4.62)¹.

Описан из Европы. Lectotypus (Soreng in Cafferty et al., 2000: 254): «in alpinis Lapponicis, Helveticis» (LINN-87.2). – На альпийских лужайках, щебнистых и каменистых склонах: *Аркт.-Гим., Зап.-Сиб., Алт.-Енис., Байк. – Общ. распр.: Вост. Евр., Кавк., Сред. Азия, Сканд., Атл. и Сред. Евр., Средиз., Малоаз., Иран., Гим., Джунг.-Каиш., Тибет., Монг., Яп.-Кит., Сев.-Амер.*

1a. *P. alpina* subsp. *vivipara* (L.) Arcang., 1882; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 448; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 548; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 309. – *P. alpina* var. *vivipara* L., 1753, Sp. Pl.; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:411; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:141. – **М. вивипарный**.

Описан из Швейцарии. Lectotypus (Soreng in Cafferty et al., 2000: 254): Switzerland (LINN-87.4, three left-hand culms). Базиним: *P. alpina* var. *vivipara* L. – На альпийских лужайках, щебнистых и каменистых склонах. Для территории Сибири М.С. Хомутовой с соавт. (1938) приводится образец, найти которого не удалось: «в верхней части склонов Чапчальского хр., каменистая тундра, 50°40'с.ш. 59°13'в.д., 2600 м, № 247, 1.VIII 1935 г. М.Х.»: *Алт.-Енис. – Общ. распр.: Вост. Евр., Сканд., Сред. Евр.*

Sect. *Arenariae* (Hegetschw.) Stapf, 1897 [1896], Fl. Brit. India 7(22):338

(syn. sect. *Bolbophorum* Asch. et Graebn.)

Густодерновинные многолетние растения, побеги интравагинальные, при основании луковичевидно утолщенные. Влагалища верхних стеблевых листьев замкнуты на 1/4 длины. Колоски нередко пролиферируемые. Колосковые чешуи короче прилежащих нижних цветковых чешуй.

Typus: *P. bulbosa* L.

Basionim: *Poa* [unranked] *Arenariae* Hegetschw.

¹ Далее с рис. 4.63 по 4.91 – распространение в Сибири.

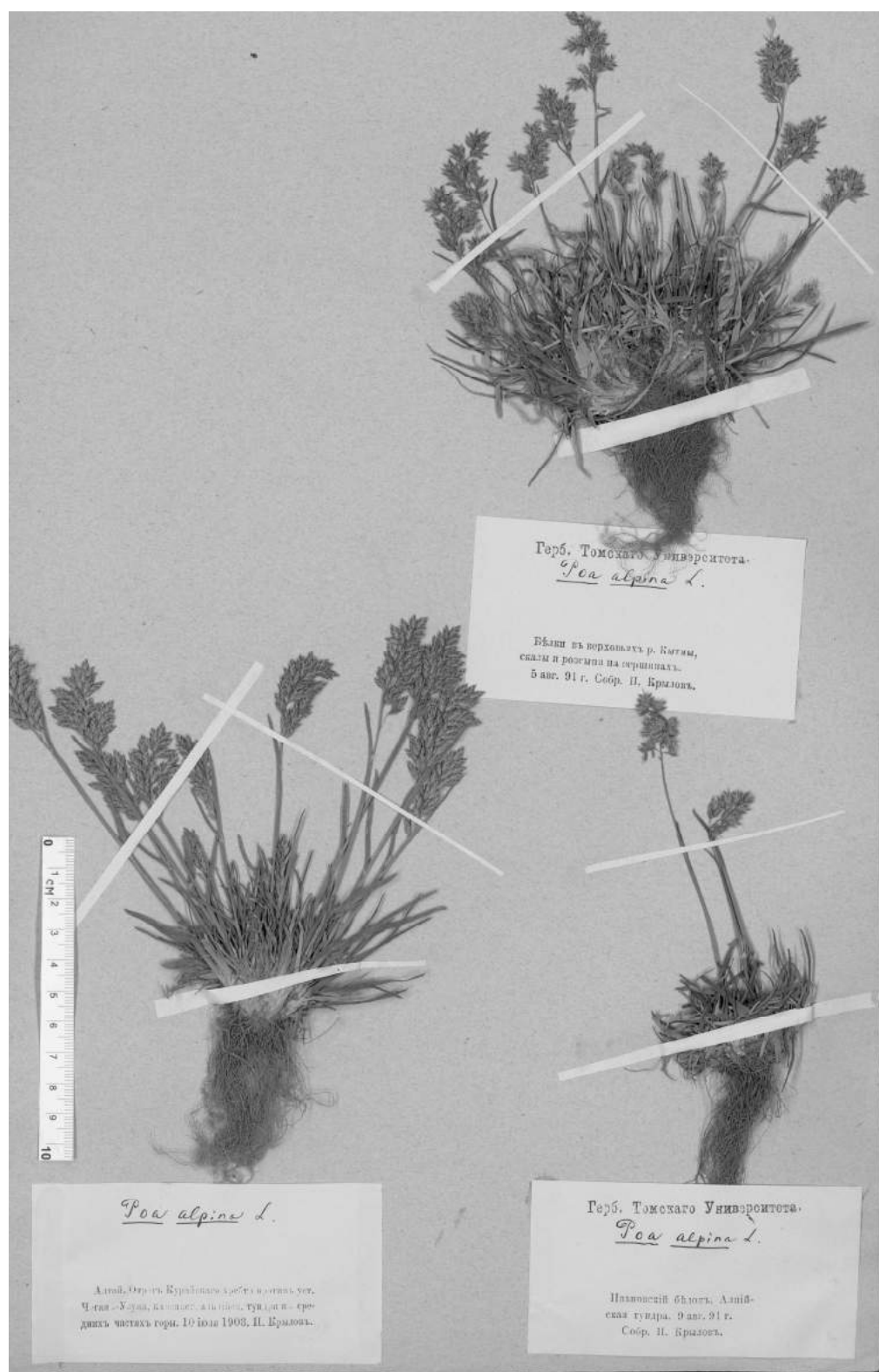


Рис. 4.1. *Poa alpina*

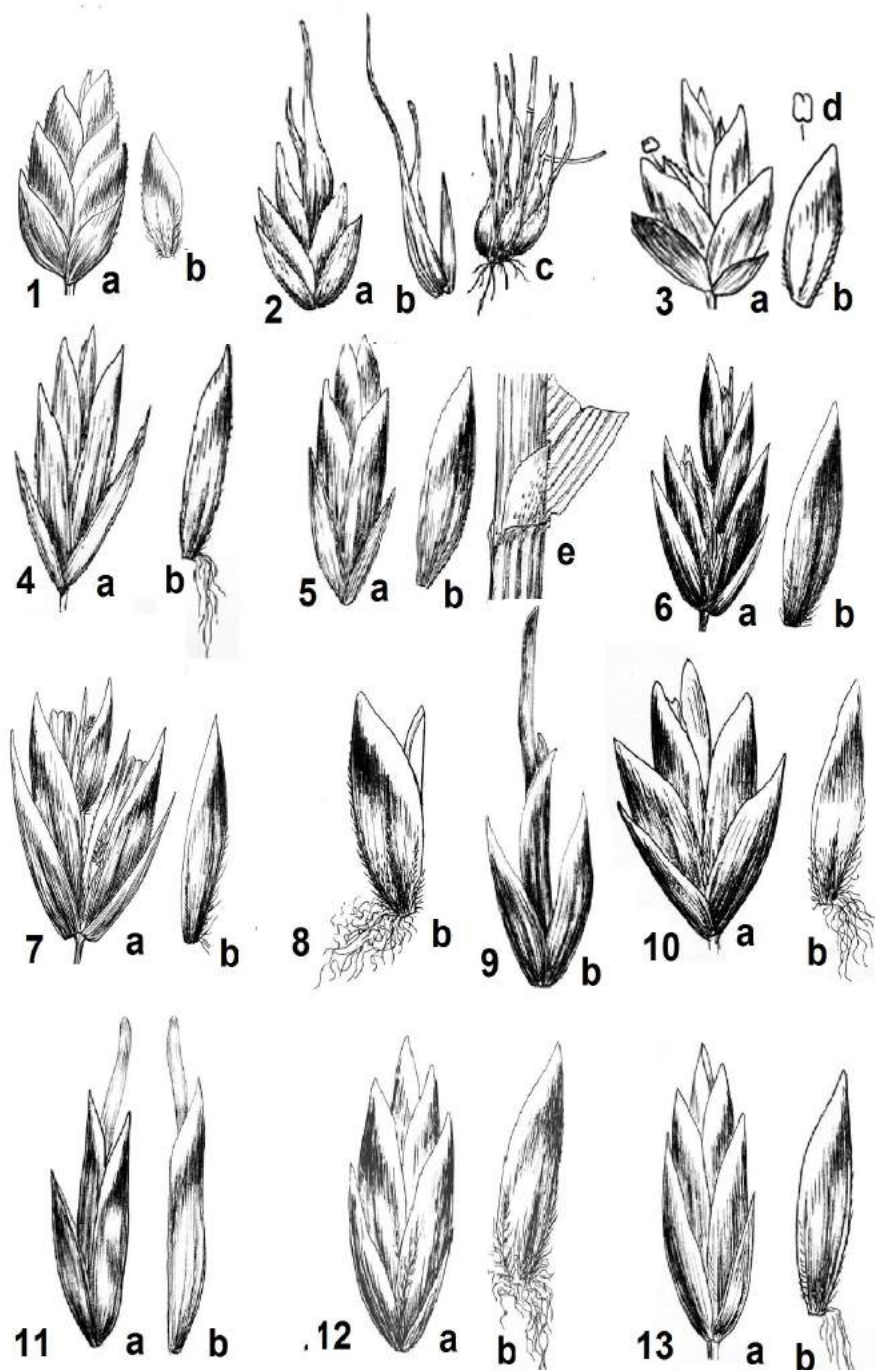


Рис. 4.62. Колоски и нижние цветковые чешуи сибирских мятликов (начало):

- 1 – *Poa alpine*; 2 – *P. bulbosa* subsp. *vivipara*; 3 – *P. supine*; 4 – *P. remota*; 5 – *P. insignis*;
 6 – *P. vereczaginii*; 7 – *P. ircutica*; 8 – *P. mariae*; 9 – *P. polozhiae*; 10 – *P. arctica*; 11 – *P. lindebergii*;
 12 – *P. pratensis*; 13 – *P. turfosa*; 14 – *P. pruinosa*; 15 – *P. sergievskajae*; 16 – *P. raduliformis*;
 17 – *P. sobolevskiana*; 18 – *P. sublanata*; 19 – *P. tianschanica*; 20 – *P. tolmatchewii*; 21 – *P. pseudoab-*
breviata; 22 – *P. abbreviate*; 23 – *P. paucispicula*; 24 – *P. trivialis*; 25 – *P. nemoralis*;
 26 – *P. subpolaris*; 27 – *P. intricate*; 28 – *P. krylovii*; 29 – *P. skvortzovii*; 30 – *P. stepposa*;
 31 – *P. botryoides*; 32 – *P. argunensis*; 33 – *P. aktruensis*; 34 – *P. litvinoviana*; 35 – *P. anadyrica*;
 36 – *P. bryophila*; 37 – *P. altaica*; 38 – *P. pseudoaltaica*; 39 – *P. albertii*; 40 – *P. compressa*;
 а – колосок; б – нижняя цветковая чешуя; с – основание побегов; д – пыльник;
 е – язычок верхнего листа.

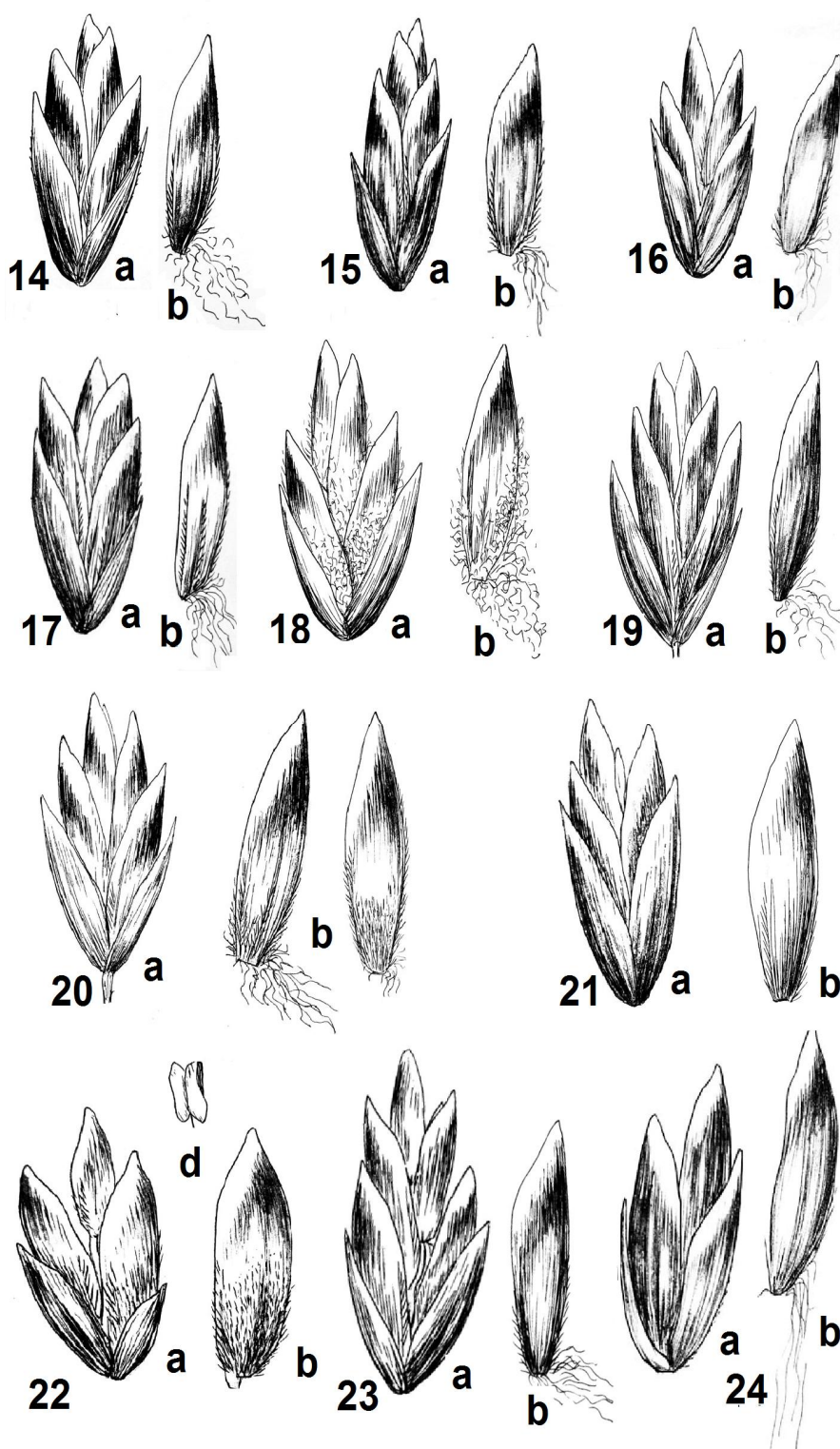


Рис. 4.62. Колоски и нижние цветковые чешуи сибирских мятликов (продолжение)

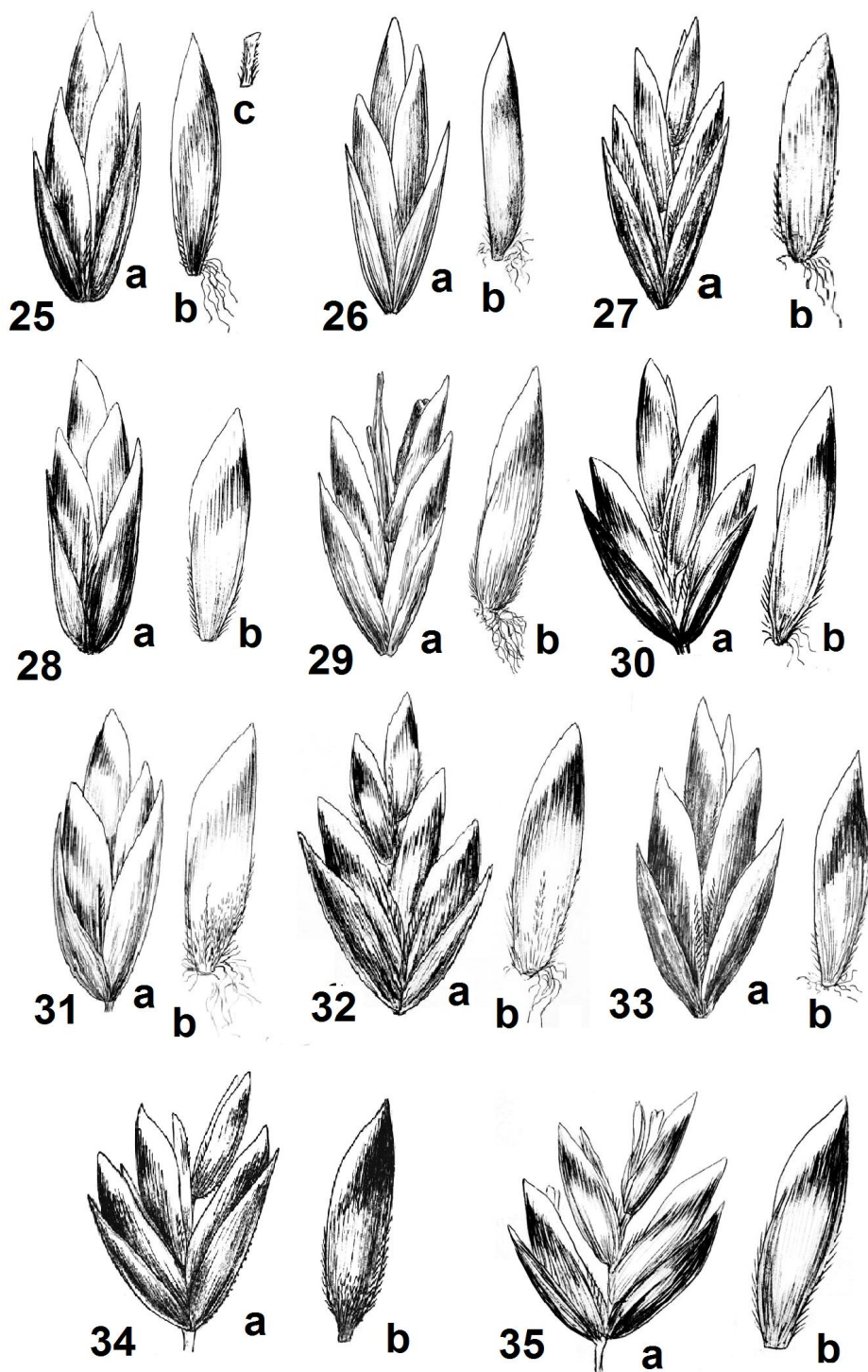


Рис. 4.62. Колоски и нижние цветковые чешуи сибирских мятликов (продолжение)

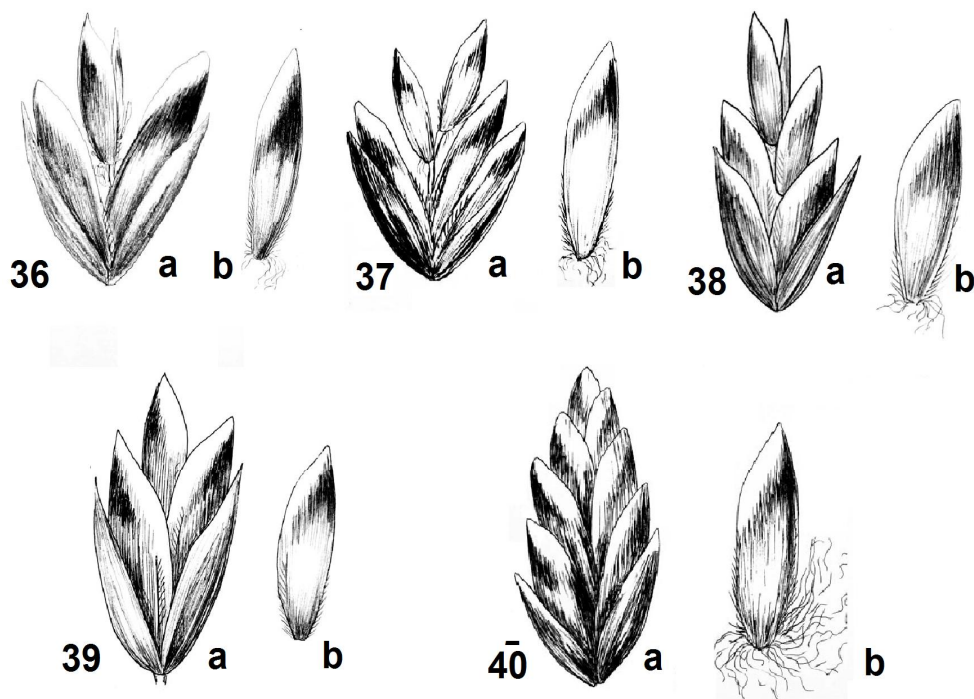


Рис. 4.62. Колоски и нижние цветковые чешуи сибирских мятликов (окончание):

Aggr. *P. bulbosa* L., 2¹.

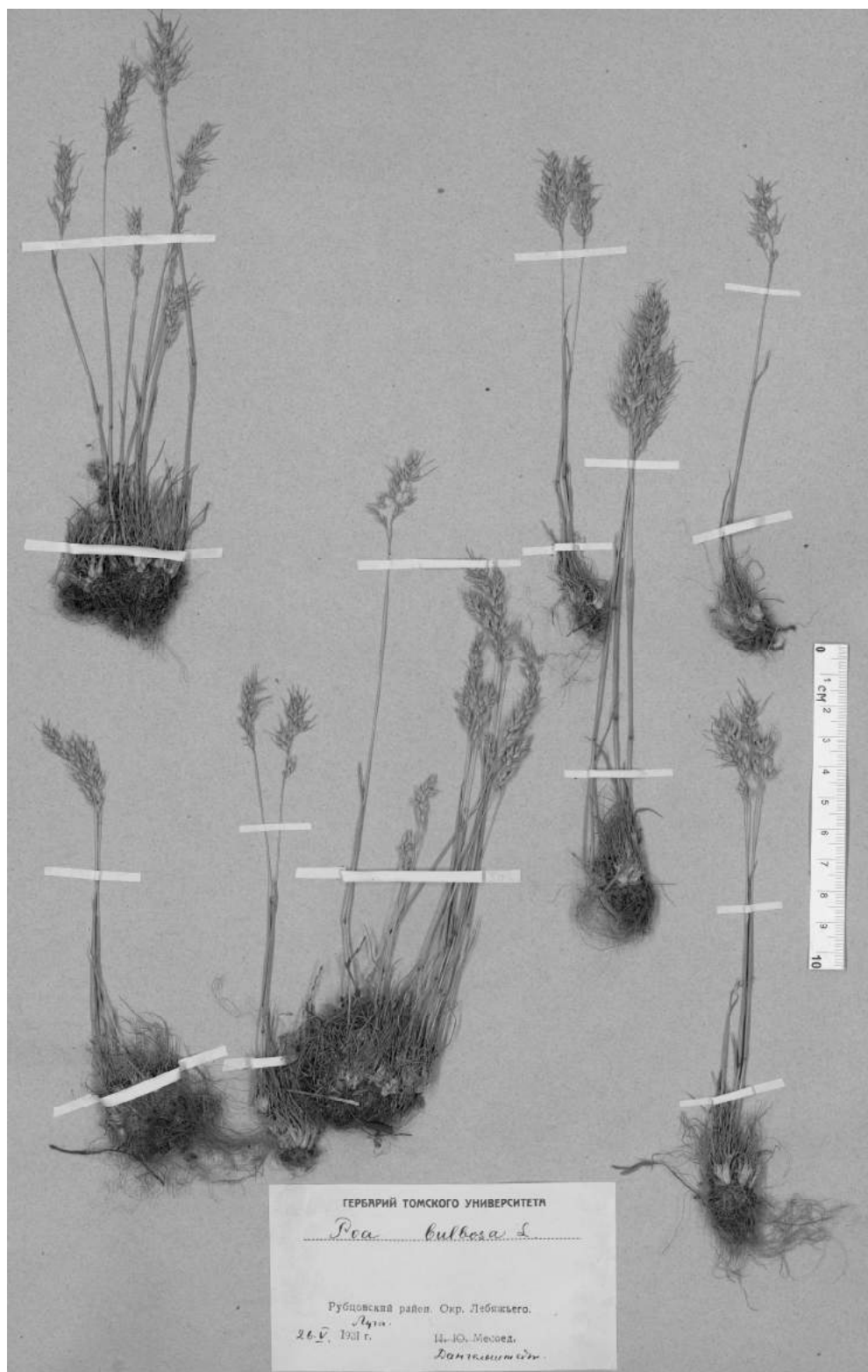
2. *P. bulbosa* L., 1753, Sp. Pl.:70; Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1:98; Крылов, 1928, Фл. Зап. Сиб., 2:284; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:376; Олонова, 1990, во Фл. Сиб. 2:170; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 548; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 309. – *P. bulbosa* subsp. *bulbosa* Цвелев, 1976, Злаки СССР:449. – **М. луковичный**.

Описан из Франции. Lectotypus (Soreng in Cafferty et al., 2000: 255); Habitat in Gallia (LINN-87.52). – В степях и полупустынях, на каменистых и щебнистых склонах: *Зап.-Сиб.* – *Общ. распр.*: *Вост. Евр., Кавказ, Сред. Азия, Сканд., Атл. и Сред. Евр., Средиз., Малоаз., Иран, Гим.*

2a. *P. bulbosa* subsp. *vivipara* (Koel.) Arcang., 1882, Compl. Fl. Ital.:785. *P. bulbosa* var. *vivipara* Koel., 1802, Descr. Gram.:189; Крылов, 1928, Фл. Зап. Сиб., 2:284; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:376. – **М. живородящий** (рис. 4.2).

Описан из Европы (окр. Майнца). Базиним: *P. bulbosa* var. *vivipara* Koel. – В степях и полупустынях, на каменистых и щебнистых склонах: *Зап.-Сиб.* – *Общ. распр.*: *Вост. Евр., Кавк., Сред. Азия, Сканд., Атл. и Сред. Евр., Средиз., Малоаз., Иран., Гим., Джунг.-Каиш.*

¹ Номера видов, принадлежащих агрегату.

Рис. 4.2. *Poa bulbosa* subsp. *vivipara*

Sect. *Micrantherae* Stapf, 1897 [1896], Fl. Brit. India 7(22):338, (syn. sect. *Ochlopoa* Asch. et Graebn.)

Рыхлодерновинные многолетние или однолетние растения. Влагалища верхних стеблевых листьев замкнуты на 1/3–2/3 длины. Колоски не бывают пролиферированными. Нижние цветковые чешуи опушенные по килю и краевым жилкам, каллус с пучком длинных волосков или голый. Верхние цветковые чешуи по килям с волосками. Пыльники (0.2)0.3–1.7 мм.

Typus: *P. annua* L.

3. *P. supina* Schrad., 1806, Fl. Germ. 1:289; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:379; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:160; Цвелев, 1976, Злаки СССР:465; Пешкова, 1979, во Фл. Центр. Сиб., 1:112; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:178; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 548; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 311. – *P. annua* subsp. *supina* (Schrad.) Husp. 1896, Gram.: 51; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:76. – **М. лежащий** (рис. 4.3).

Описан из Австрии. Typus: «*Poa supina* Schrad. ab ipso acc. Gott. 1836» (LE). – На лужайках у троп и дорог, в населенных пунктах, на влажных лугах и лесных полянах: *Аркт.-Гип.*, *Урал.-Сиб.*, *Зап.-Сиб.*, *Алт.-Енис.*, *Тунг.-Лен.*, *Байк.* – *Общ. распр.*: *Вост. Евр.*, *Сред. Азия*, *Сканд.*, *Атл. и Сред. Евр.*, *Средиз.*, *Иран.*, *Гим.*, *Джунг.-Кашиг.*, *Монг.*

4. *P. annua* L. 1753, Sp. Pl.:68; Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1:95; Крылов, 1928, Фл. Зап. Сиб., 2:282; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:397; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:87; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:161; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:71; Цвелев, 1976, Злаки СССР:466; Пешкова, 1979, во Фл. Центр. Сиб., 1:108; Олонова, 1990, во Фл. Сиб. 2: 178; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 548; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 311. – **М. однолетний** (рис. 4.4).

Описан из Европы. Lectotypus (Soreng in Cafferty et al., 2000: 254): «Habitat in Europa ad vias» (LINN-87.17, растение справа). – У дорог, в населенных пунктах, сорное в огородах, на выгонах, на лужайках и галечниках по берегам рек: *Аркт.-Гип.*, *Урал.-Сиб.*, *Зап.-Сиб.*, *Алт.-Енис.*, *Тунг.-Лен.*, *Байк.* – *Общ. распр.*: *семикосмополит.*

S u b g e n *Poa*. Многолетние корневищные или рыхлодерновинные растения. Влагалища верхних стеблевых листьев замкнуты на 1/2–3/4 (7/8) длины. Листовые пластинки плоские, вдоль сложенные или щетиновидные. Метелки широкие или сжатые. Веточки гладкие или шероховатые. Встречаются растения с пролиферированными (вивипарными) колосками.

Typus: *P. pratensis* L.

Supersect. *Homalopoa* (Dumort.) Soreng et L.J. Gillespie 2007, Aliso 23:432.

Многолетние или однолетние растения, дерновинные или корневищные. Побеги возобновления интравагинальные и экстравагинальные. Влагалища верхних стеблевых листьев замкнуты на 1/2–7/8 длины. Каллус нижних цветковых чешуй с пучком длинных волосков или голый.

Typus: *P. chaixii* Vill.

Basionim: *Poa* sect. *Homalopoa* Dumort.

Sect. *Homalopoa* Dumort. 1823, Agrost. Belg.:110, 113.

Многолетние растения, корневищные или рыхлодерновинные. Влагалища верхних листьев замкнуты на 2/3–5/6 длины, нередко сильно сплюснутые. Веточки метелки шероховатые. Колоски не бывают пролиферированными. Каллус нижних цветковых чешуй с небольшим пучком длинных волосков или голый. Пыльники 0.5–1.7 мм.

Lectotypus: *P. chaixii* Vill. (F. Hermann, Hercynia 1: 457. 1939).

5. *P. remota* Forselles, 1807, Skr. Linn. Inst. Upsal. 1: 6; Крылов, 1928, Фл. Зап. Сиб., 2:295; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:385; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:98; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:78; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:78; Цвелев, 1976, Злаки СССР:461; Пешкова, 1979, во Фл. Центр. Сиб., 1:111; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:176; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 548; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 311. – **М. расставленный** (рис. 4.5).

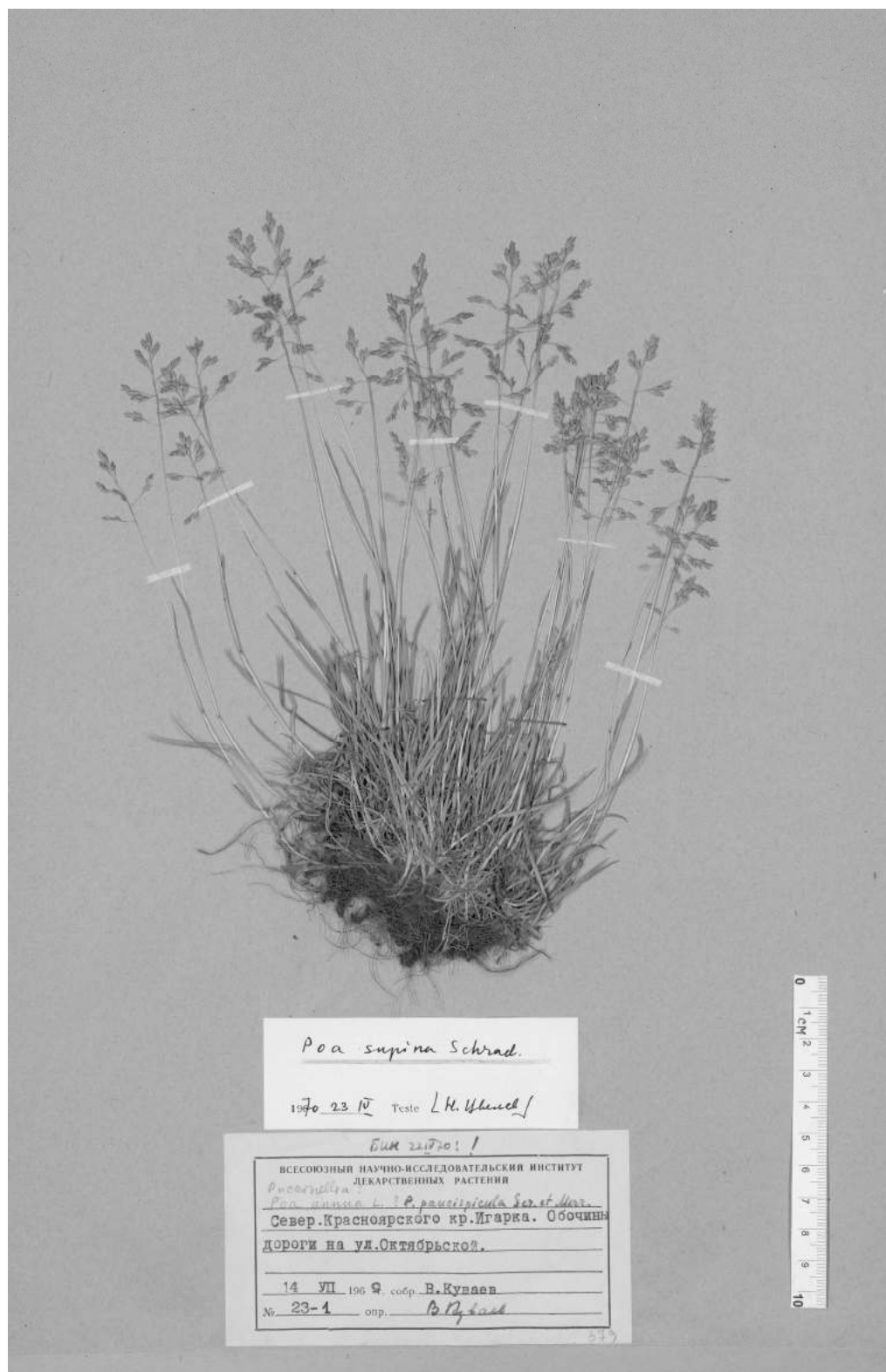
Рис. 4.3. *Poa supina*



Рис. 4.4. *Poa annua*

Рис. 4.5. *Poa remota*

Описан из Финляндии. *Typus*: (Finland: in sylvis uliginosis Nylandiae). – На лесных полянах: *Урал.-Сиб., Зап.-Сиб., Алт.-Енис., Байк.* – *Общ. распр.*: *Вост. Евр., Кавк., Сред. Азия, Сканд., Сред. Евр., Джунг.-Каишг.*

Supersect. Poa

Sect. Macropoa F. Herm. ex Tzvelev, 1972, *Новости сист. высш. раст.* 9:49; 1939 in *Hercynia* 1:457 nom. *Nud.*

Многолетние растения с короткими ползучими побегами или рыхлодерновинные. Влагалища верхних стеблевых листьев замкнуты на 2/3–5/6 (1/3–1/4) длины, обыкновенно шероховатые. Колоски не бывают пролиферируемыми. Нижние цветковые чешуи, включая каллус, голые. Верхние цветковые чешуи по килям с шипиками. Пыльники 1.5–3 мм.

Typus: *P. longifolia* Trin.

Aggr. *P. sibirica* Roshev., 6, 7.

6. *P. sibirica* Roshev., 1912, *Изв. Петерб. бот. сада*, 12:121; Крылов, 1928, *Фл. Зап. Сиб.*, 2:299; Рожев., 1934, *во Фл. СССР*, 2:380; Попов, 1957, *Фл. Сред. Сиб.*, 1:99; Цвелев, 1964, *Аркт. фл. СССР*, 2:159; Реверд., 1964, *Фл. Красноярск. кр.*, 2:71; Серг., 1969, *Фл. Забайк.*, 2:77; Пешкова, 1979, *во Фл. Центр. Сиб.*, 1:112; Олонова, 1990, *во Фл. Сиб.*, 2:177; Олонова, 2012, *в Консп. фл. Азиат. России*: 548; Власова, 2005, *в Консп. фл. Сиб.*: 311; *P. sibirica* subsp. *sibirica* (Roshev.) Tzvelev, 1976, *Злаки СССР*: 462. – **М. сибирский** (рис. 4.6).

Описан из Сибири. *Lectotypus* (Цвелев, 1976а: 364): «Енисейская губ., Канский у., склон к ручейку среди редкого березняка к западу от с. Балай. 9 VI 1911. № 354, И. Кузнецов» (LE!). – На лугах, в разреженных лесах: во всех провинциях Сибири. – *Общ. распр.*: *Вост. Евр., Сред. Азия, Рос. ДВ, Джунг.-Каишг., Монг., Яп.-Кит.*

В высокогорьях произрастает отличающаяся от типа по сумме морфологических признаков var. *alpina*.

7. *P. insignis* Litv. ex Roshev., 1934, *Фл. СССР*, 2:384, 753. – *P. sibirica* var. *insignis* (Litv.) Serg., 1961, *Фл. Зап. Сиб.* 12(1): 3110. – *P. sibirica* subsp. *insignis* (Litv. ex Roshev.) Olonova, 1998, *Turczaninowia* 1(4):13; Олонова, 2012, *в Консп. фл. Азиат. России*: 548; Власова, 2005, *в Консп. фл. Сиб.*: 311. – *P. sibirica* subsp. *uralensis* Tzvelev, 1972, *Новости сист. высш. раст.* 9:50; Цвелев, 1976, *Злаки СССР*: 462. – **М. заметный** (рис. 4.7).

Описан с Алтая. *Typus* (Цвелев, 1976а: 462): «Семипалатинская область, Усть-Каменогорский район, в лиственничном лесу в долине Урунхайки, юго-восточный угол оз. Маркаколь. 8 VII 1908. А. Седельников» (LE!). – В горных лесах и на горных луговинах, на лесных опушках: *Урал.-Сиб., Зап.-Сиб., Алт.-Енис., Тунг.-Лен.* – *Эндемик.*

Sect. Nivicolae (Roshev.) Prob. 1971, *Новости сист. высш. раст.*, 8: 48.

Многолетние длиннокорневищные растения. Влагалища верхних стеблевых листьев гладкие, замкнуты на 2/3(3/4) длины. Метелки рыхлые. С небольшим числом колосков на веточках. Нижние цветковые чешуи слабо опушены, каллус с небольшим пучком длинных извилистых волосков. Колоски не бывают пролиферируемыми. Пыльники 1.5–2.7 мм.

Lectotypus: *P. nivicola* Kom. = *P. shumshuensis* Ohwi

8. *P. veresczaginii* Tzvelev, 1974, *Новости сист. высш. раст.*, 11:34; Цвелев, 1976, *Злаки СССР*: 459; Олонова, 2012, *в Консп. фл. Азиат. России*: 549; Власова, 2005, *в Консп. фл. Сиб.*: 311. – **М. Верещагина** (рис. 4.8).

Описан с Алтая. *Typus* (Цвелев, 1976а: 460): «Семипалатинская губ., Катон-Карагай, в истоках р. Ушкунгей – притока р. Сарымсан. 12 VIII 1926. В. Верещагин» (LE!). – В высокогорьях, на речном аллювии: *Алт.-Енис.* (рис. 4.66). – *Эндемик.*

Рис. 4.6. *Poa sibirica*

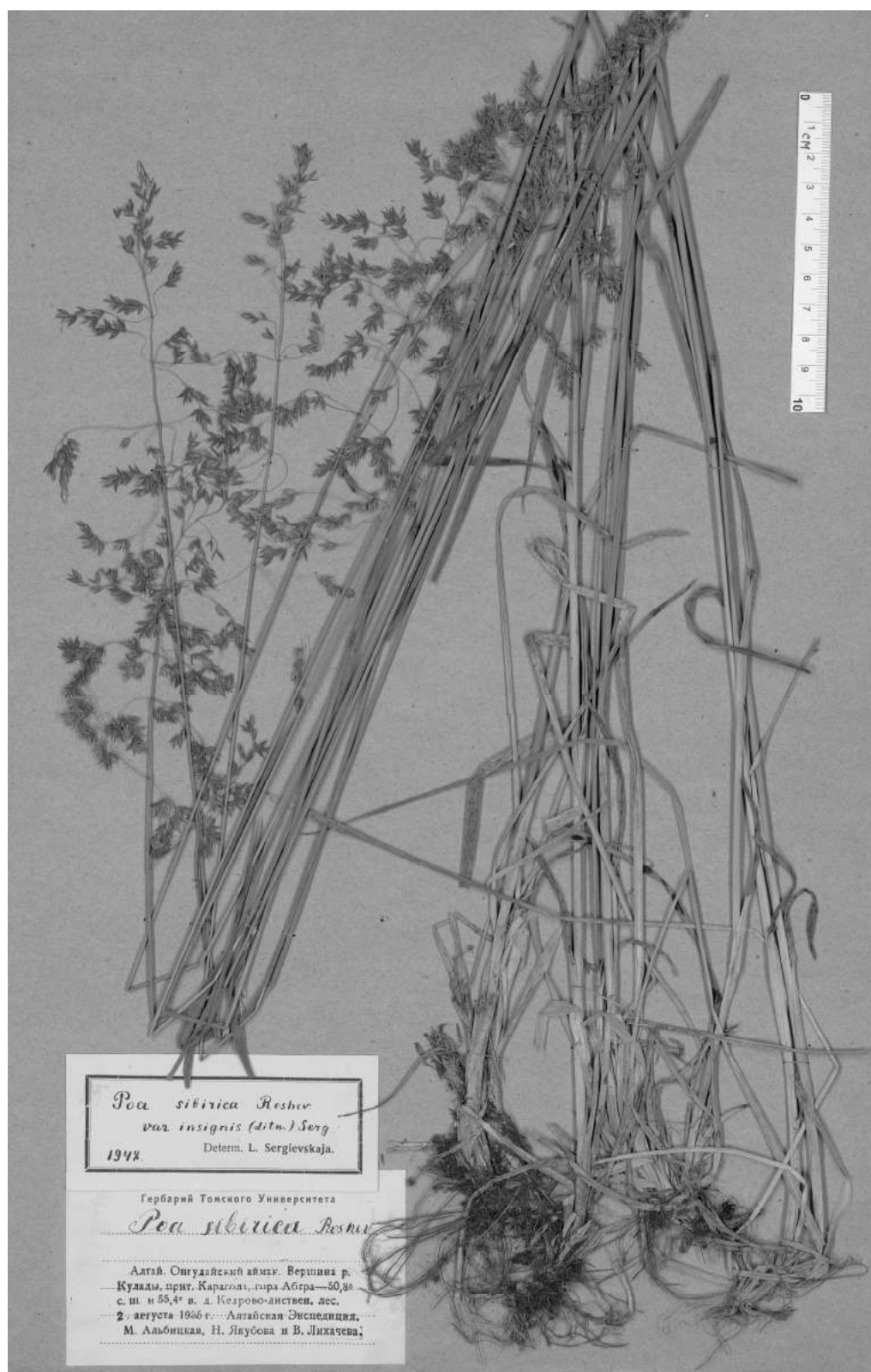
Рис. 4.7. *Poa insignis*

Рис. 4.8. *Poa vereczaginii*

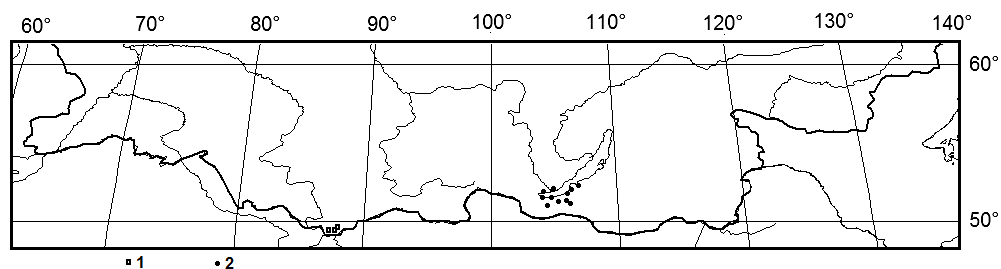


Рис. 4.63. Географическое распространение *Poa vereczaginii* (1) и *P. irtutica* (2) на территории Сибири

9. *P. irtutica* Roshev., 1922, Бот. мат. (Ленинград), 3:91; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:389; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:98; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:78; Цвелев, 1976, Злаки СССР:460; Пешкова, 1979, во Фл. Центр. Сиб., 1:109; Олонова, 1990, Фл. Сиб., 2:175; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 548; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 311. – **М. иркутский** (рис. 4.9)

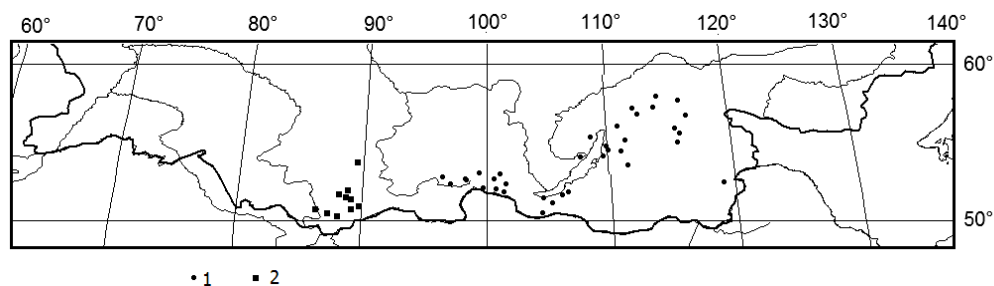


Рис. 4.64. Географическое распространение *Poa mariae* (1) и *P. smirnovii* (2) на территории Сибири

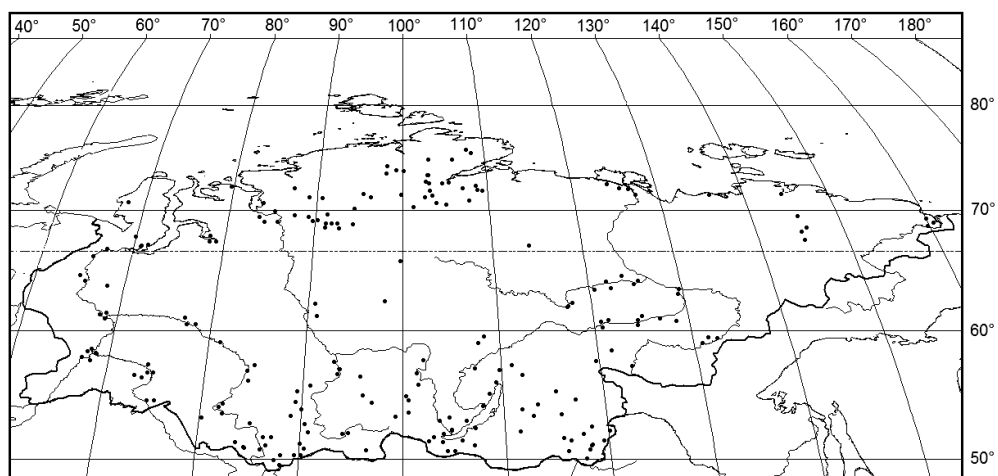


Рис. 4.65. Географическое распространение *Poa pratensis* на территории Сибири

Описан из Восточной Сибири (хр. Хамар-Дабан). *Typus* (Цвелев, 1976а: 460): «В истоках Б. Быстрой и Слюдянки, у верхней границы леса. 2 VIII 1927. В. Смирнов» (LE!). – В горно-лесном поясе на лужайках: *Байк.* (рис. 4.66). – *Эндемик.*

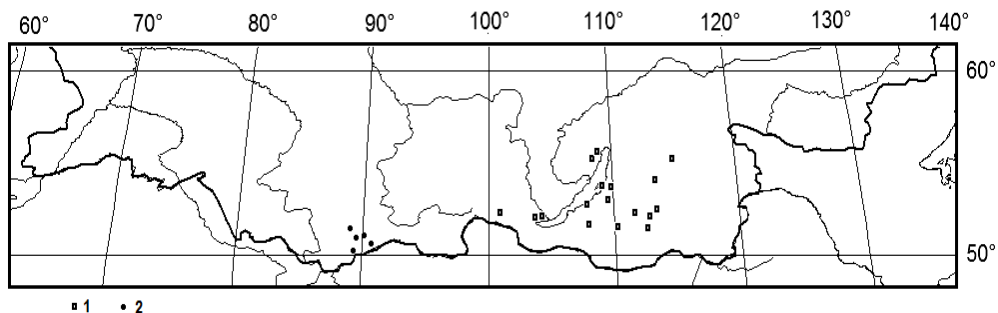


Рис. 4.66. Географическое распространение *Poa pruinoso* (1) и *P. sobolevskiana* (2) на территории Сибири

Sect. Cenisia Asch. et Graebn., 1900, *Syn. Mitteleur. Fl.*: 404

Многолетние корневищные растения. Влагалища верхних стеблевых листьев гладкие, замкнуты на 1/3-2/3 длины. Метелки рыхлые, пирамидальные. Нижние цветковые чешуи по килю и жилкам опушены длинными и густыми волосками, между жилками опушение более короткое, реже вообще отсутствует. Верхние цветковые чешуи по киям с щетинками, переходящими в верхней части в шипики, между киями опушены короткими прижатыми волосками. Каллус нижних цветковых чешуй с пучком длинных волосков. Колоски бывают пролиферированными.

Typus: *P. cenisia* All.

10. *P. lanata* Scribn. et Merr., 1910, *Contr. U.S. Nat. Herb.* 13, 3:72, tab. 16; Цвелев, 1964, *Аркт. фл. СССР*, 2:126; Цвелев, 1976, *Злаки СССР*: 453; Пешкова, 1979, во *Фл. Центр. Сиб.*, 1:110; Олонова, 2012, в *Консп. фл. Азиат. России*: 551; Власова, 2005, в *Консп. фл. Сиб.*: 309. – **М. шерстистый.**

Описан с Алеутских островов. *Typus* (Soreng, 2003: 543): «Dutch Harbor»... «spent a few hours ascending the mountain (about 1800 ft high) near the wharf», 17 Jul 1899, F.V. Coville et T.H. Kearney» 2191 (US-376421!). – На прибрежных песках и галечниках: *Аркт.-Гул.* – *Общ. распр.: Рос. ДВ, Сев. Амер.*

Aggr. *P. smirnowii* Roshev., 11–13.

11. *P. smirnowii* Roshev., 1929, *Изв. Главн. бот. сада СССР*, 28:381; Рожев., 1934, во *Фл. СССР*, 2:424; Попов, 1957, *Фл. Сред. Сиб.*, 1:103; Реверд., 1964, *Фл. Красноярск. кр.*, 2:89; Серг., 1969, *Фл. Забайк.*, 2:89; Пешкова, 1979, во *Фл. Центр. Сиб.*, 1:112; Олонова, 1990, во *Фл. Сиб.*, 2:174; Олонова, 2012, в *Консп. фл. Азиат. России*: 552; Власова, 2005, в *Консп. фл. Сиб.*: 3109. – *P. smirnovii* subsp. *smirnovii* (Roshev). Tzvelev, 1974, *Новости сист. высш. раст.*, 11:26, 1976, *Злаки СССР*: 452. – **М. Смирнова** (рис. 4.10).

Описан с Восточного Саяна. *Typus* (Цвелев, 1976: 452): «Бас. р. Иркут, Тункинские гольцы, песчаные наносы в истоках Тунки, свыше 2000 м, 11 VIII 1926, В.Смирнов» (LE!). — На альпийских лужайках, каменистых и щебнистых осыпях: *Зап.-Сиб.*, *Алт.-Енис.*, *Тунг.-Лен.*, *Байк.* (рис. 4.67). – *Общ. распр.: Монг.*

Довольно широко распространенный сибирский вид, на северо-востоке своего ареала морфологически тесно связанный с *P. arctica*. Представлен несколькими расами, которые рассматриваются здесь как мелкие виды в составе агрегата *P. smirnowii*.



Рис. 4.9. *Poa ircutica*

Рис. 4.10. *Poa smirnovii*

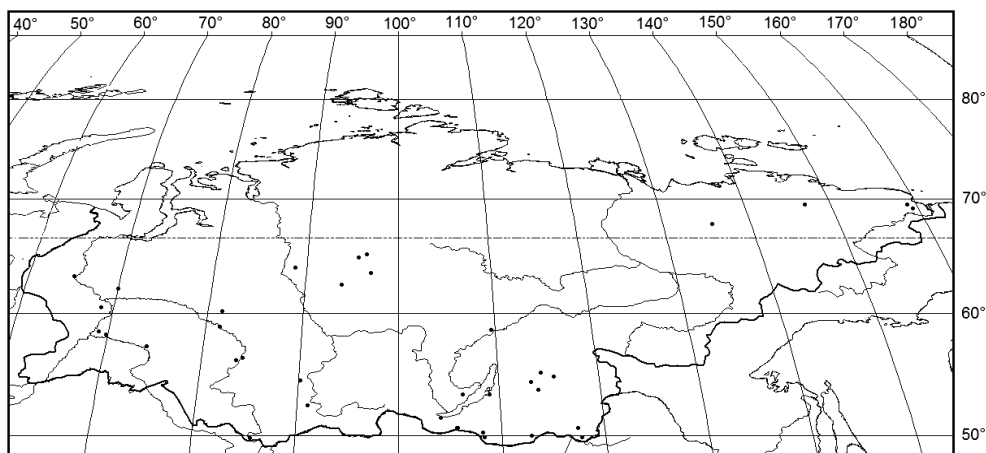


Рис. 4.67. Географическое распространение *Poa sergievskajae* на территории Сибири

12. *P. mariae* Reverd., 1933, Сист. зам. Герб. Том. ун-та, 3–4:2; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:396; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:100; Серг., 1961, Фл. Зап. Сиб. 12:3108; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:89; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:172; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 551; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 3109. – *P. alpina* var. *saposhnikovii* Serg. ex part. 1961, Фл. Зап. Сиб. 12:3108. – *P. smirnowii* subsp. *mariae* (Reverd.) Tzvelev, 1974, Новости сист. высш. раст., 11:26; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 453. – **М. Марии** (рис. 4.11).

Описан с Западного Саяна. Турп (Цвелев, 1976: 453): «Система р. Абакан, перевал Сур-Дабан в верховьях р. Сурлы – притока Аны, каменистая тундра. 16 VII 1928. В. Ревердатто» (ТК!). – На альпийских лужайках, речном аллювии, щебнистых и каменистых склонах верхнего горного пояса: *Алт.-Енис.* (рис. 4.67). – *Эндемик*.

13. *P. polozhiae* Revjakina, 1996, Фл. и раст. Алтай: 102; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 551. – *P. smirnowii* subsp. *polozhiae* (Revjakina) Olonova 1998, Turczaninovia 1(4):7; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 309. – *P. alpina* var. *saposhnikovii* Serg. 1961, Фл. Зап. Сиб. 12:3108. р.р. – **М. Положий** (рис. 4.12).

Описан с Алтая. Турп (Ревякина, 1996: 102): «Алтай, Катунский хр., оз. Аккемское (верх. р. Аккем), высота 2600 м, склон северной экспозиции, каменистая осыпь, 3 VII 1974, Ревякина Н.В., Воробьева Н.В.» (АЛТВ!). – На альпийских лужайках: *Алт.-Енис.*, *Байк.* – *Эндемик*.

Aggr. *P. arctica* R. Br., 14, 15.

14. *P. arctica* R. Br., 1824, Suppl. to App. Parry's First Voy. Bot.:288; Крылов, 1928, Фл. Зап. Сиб., 2:289; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:410; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:103; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:127; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:86; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:87; Цвелев, 1976, Злаки СССР:455; Пешкова, 1979, во Фл. Центр. Сиб., 1:108; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:170; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 551; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 309. – **М. арктический** (рис. 4.13).

Описан из Канады (Арктический архипелаг). Isotypus (Цвелев, 1976: 455): «Melville Isl., Parry. 1825» (LE!). – На альпийских лужайках, в каменистых и щебнистых тундрах, осыпях и галечниках: *Аркт.-Гул.*, *Сев.-Вост.*, *Алт.-Енис.*, *Тунг.-Лен.*, *Байк.* – *Общ. распр.*: *Вост. Евр.*, *Рос. ДВ*, *Сканд.*, *Сев.-Амер.*

15. *P. lindebergii* Tzvelev, 1974, Новости сист. высш. раст. 11:27; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:172; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 551; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 309. – *P. tolmachewii* var. *stricta* (Nannf.) Tzvelev, Аркт. фл. СССР, 2:132. – **М. Линдеберга** (рис. 4.14).

Рис. 4.11. *Poa mariae*

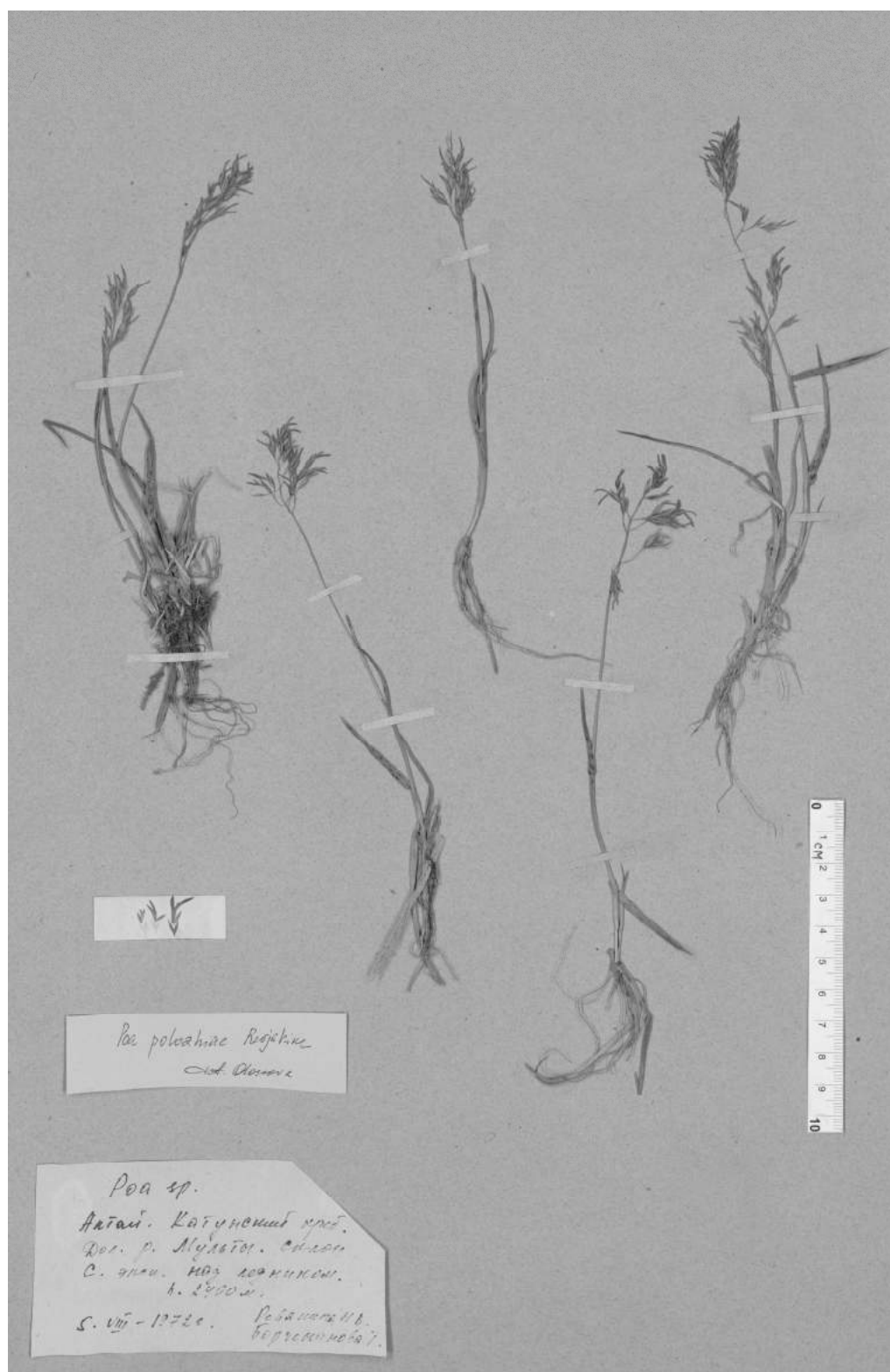


Рис. 4.12. *Poa polozhiae*

Рис. 4.13. *Poa arctica*

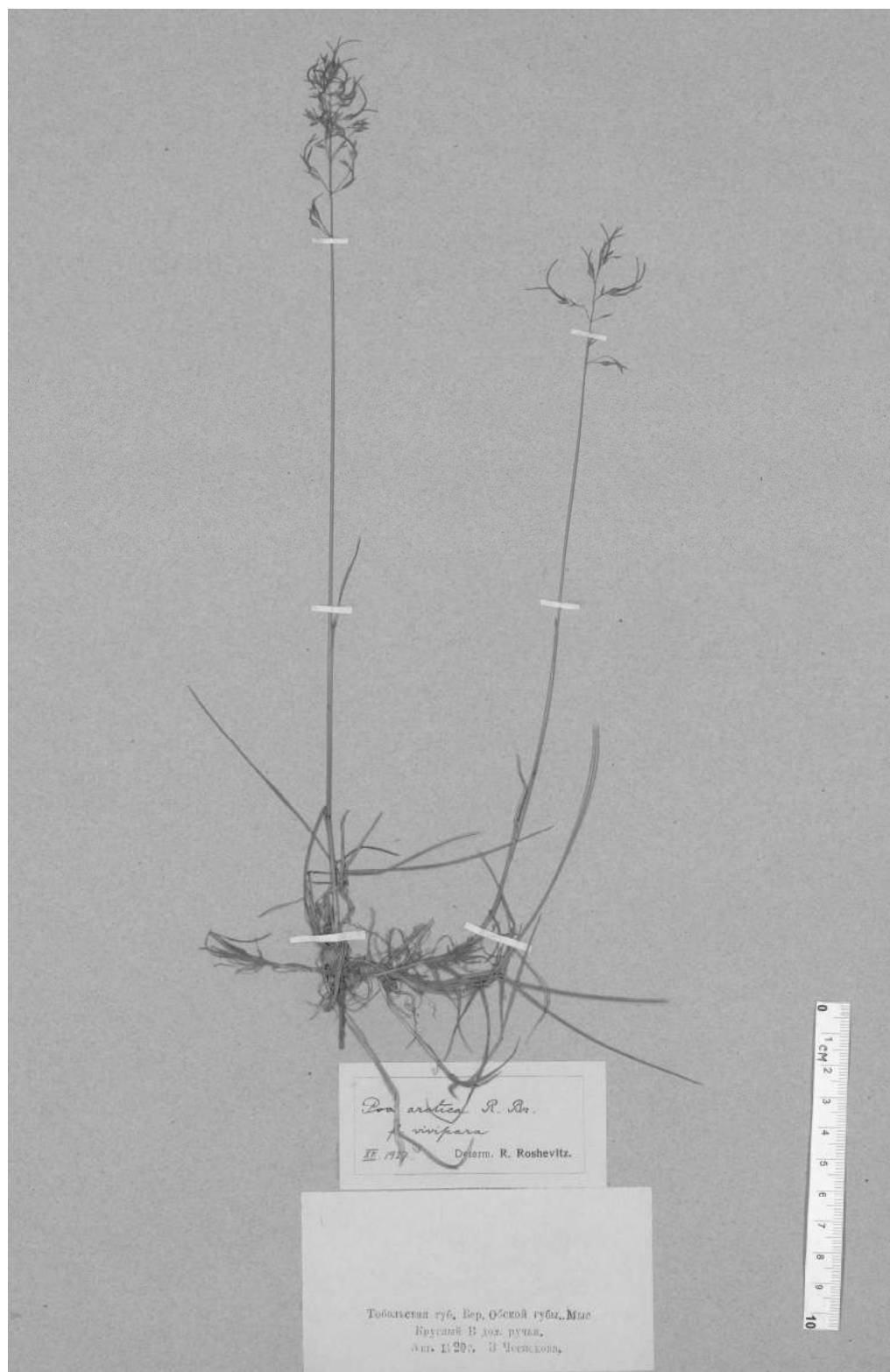


Рис. 4.14. *Poa lindebergii*

Описан из Скандинавии (горный массив Довре). *Isotypus* (Цвелев, 1976: 456): (Norway: Dovre, leg. M.Blytt et C. Lindeberg (LE!)). – На каменистых и глинистых склонах: *Аркт.-Гип.* – *Общ. распр.*: *Сканд.*

Sect. *Poa*. Многолетние длиннокорневищные растения. Влагалища верхних стеблевых листьев гладкие, замкнуты на 2/3(3/4) длины. Метелки обыкновенно рыхлые, пирамидальные. Колоски бывают пролиферируемыми. Нижние цветковые чешуи опушены по килу и боковым жилкам, реже – и по промежуточным, каллус с пучком длинных волосков. Верхние цветковые чешуи по киям с шипиками, между киями голые.

Турпс: *P. pratensis* L.

Aggr. *P. pratensis* L., 16–29.

16. *P. pratensis* L., 1753, Sp. Pl.:67; Ledeb., 1829, Fl. Alt.:196; Крылов, 1928, Фл. Зап. Сиб., 2:297; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:388; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:99; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:132; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:73; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:79; Цвелев, 1976, Злаки СССР: 456; Пешкова, 1979, во Фл. Центр. Сиб., 1:111; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:172; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 310; – *P. subglabriflora* Roshev. 1932, Изв. Бот. сада АН СССР, 30:777; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:394; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:100; Реверд., 1964, Фл. Красн. кр., 2:81. – *P. urjanchaica* Roshev. 1932, Изв. Бот. сада АН СССР, 30:775; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:395; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:100; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:77; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 551; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 311. – **М. луговой (рис. 4.15).**

Описан из Европы. Турпс (In Europae pratis fertilissimis). Neotypus (Soreng R.J. and Barrie F.R., 1999:157-159): «Россия, Ленинградская обл., 5 км к ЮВ от станции Мга. 26 июня 1997. Н.Н. Цвелев, N-257» (LE!). – На лесных и пойменных лугах, полянах и вырубках: во всех провинциях Сибири. – *Общ. распр.*: *Вост. Евр., Кавк., Сред. Азия, Рос. ДВ, Сканд., Атл. и Сред. Евр., Средиз., Малоаз., Иран., Гим., Джунг.-Кашиг., Монг., Яп.-Кит., Сев.-Амер.*

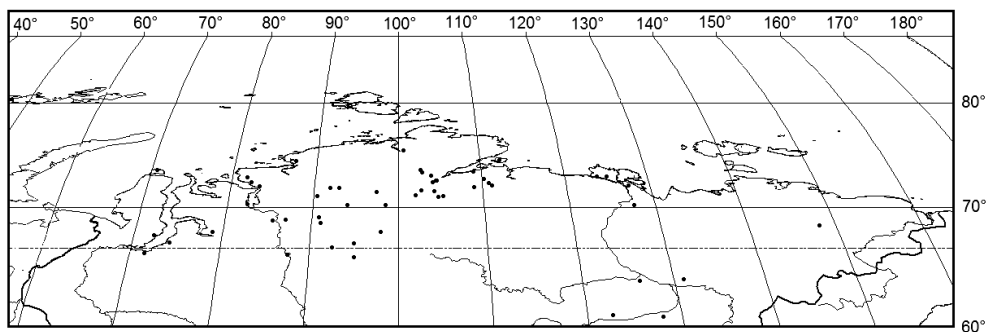


Рис. 4.68. Географическое распространение *Poa sublanata* на территории Сибири

16a. *P. pratensis* subsp. *skryabinii* Tzelev, 1974, Новости сист. высш. раст., 11:38; Он же, 1976, Злаки СССР:458; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 550; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 310. – **М. Скрыбина (см. рис. 2.6).**

Описан из Якутии. Турпс (Цвелев, 1976: 458): «Кобяйский район, на песках Б. Тукуланы к вост. от оз. Ниджели, 29 VII 1967, С.Скрыбин» (LE!). – На подвижных и слабозакрепленных речных песках: *Аркт.-Гип. Тунг.-Лен.* – *Эндемик*.

17. *P. turfosa* Litv., 1922, Список раст. Герб. фл. СССР, 8:135; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:389; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:100; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:80; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:175; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 551; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 311. – **М. торфяной (рис. 4.16).**

Рис. 4.15. *Poa pratensis*

Рис. 4.16. *Poa turfosa*

Описан из Владимирской области. Турис (Цвелев, 1976: 456): «Моховое болото в долине р. Унжи, близ г. Меленки. 8 VI 1915. М. Назаров» (LE!). – На торфяных бо-

лотах и переувлажненных лугах: *Зап.-Сиб.*, *Алт.-Енис.*, *Тунг.-Лен.*, *Байк.* – *Общ. распр.*: *Вост. Евр.*

18. *P. pruinosa* Korotky, 1915, Feddes Repert. 13:291; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:394; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:100; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:81; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:173; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 550; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 310. – *P. tianschanica* (Regel.) Hack. ex O.Fedtsch., р.р., Тр. Петерб. бот. сада, 21:441; Цвелев, 1976, Злаки СССР:458; Пешкова, 1979, во Фл. Центр. Сиб., 1:113. – **М. иневатый** (рис. 4.17).

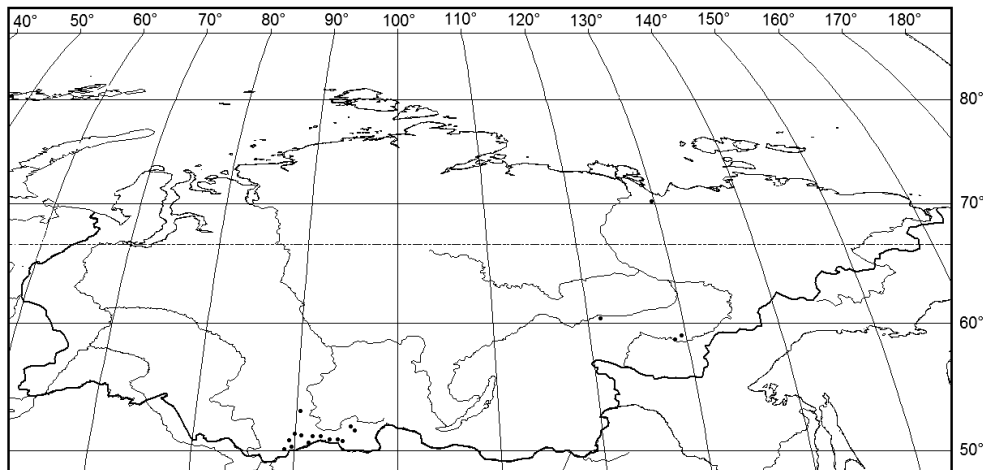


Рис. 4.69. Географическое распространение *Poa tianschanica* на территории Сибири

Описан из Забайкалья. Турис (Цвелев, 1976: 459): «Забайкальская обл., р-н Еравинских озер, окр. с. Константиновка, на слабо задерненных песках по берегам р. Холой и озерам Барун-Харга и Сынтырь. 4 VII 1912. М. Короткий и др.» (LE!). – На песках и галечниках, прибрежных лужайках: *Байк.* – *Эндемик*.

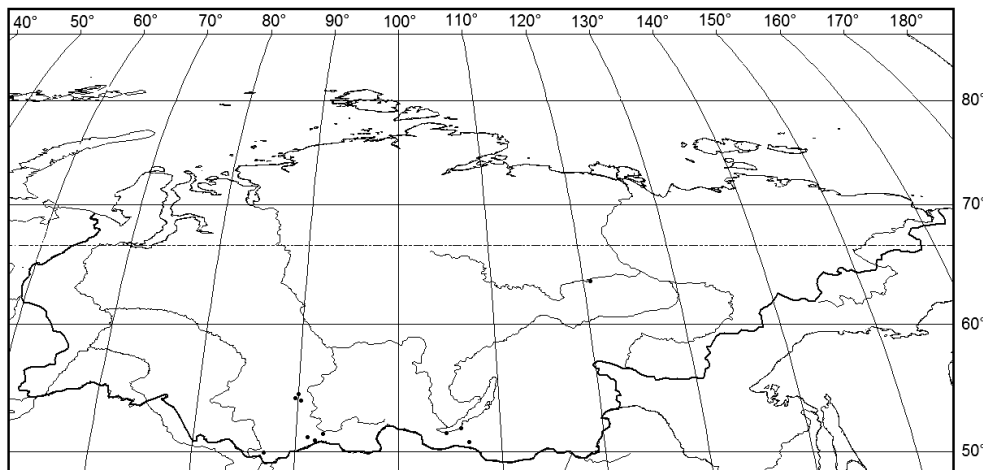


Рис. 4.70. Географическое распространение *Poa sabulosa* на территории Сибири

19. *P. sergievskajae* Prob., 1971, Новости сист. высш. раст., 8:28; Пешкова, 1979, во Фл. Центр. Сиб., 1:112; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:173; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 550; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 310. – *P. pratensis*

subsp. *sergievskajae* (Prob.) Tzvelev, 1974, Новости сист. высш. раст., 11:27; Цвелев, 1976, Злаки СССР:458. — М. Сергиевской (рис. 4.18).



Рис. 4.17. *Poa pruinosa*

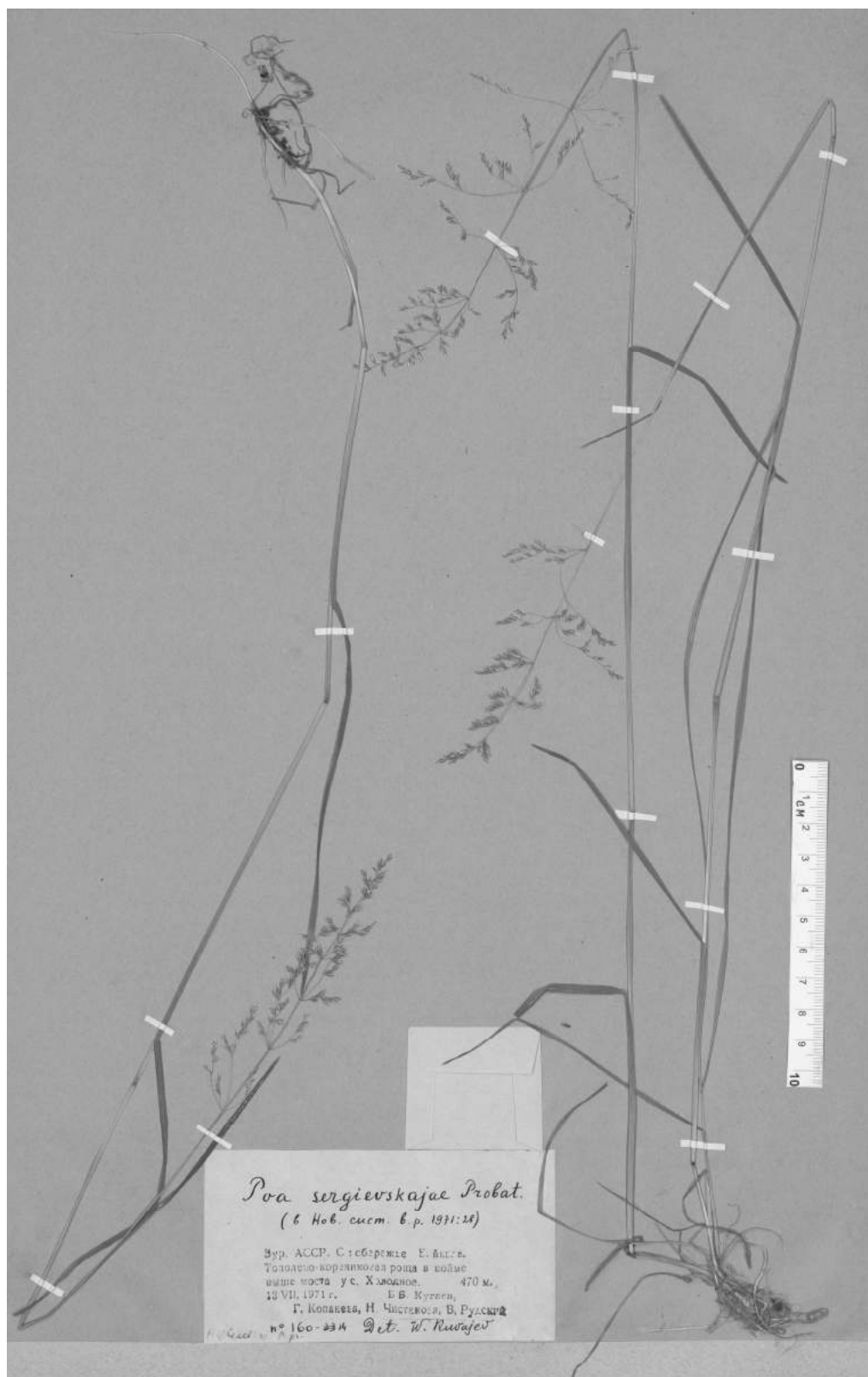


Рис. 4.18. *Poa sergievskajae*

Описан из Амурской области. Turus (Цвелев, 1976: 458): «Бас. р. М. Пера – притока Зеи, близ с. Климоуцы, разнотравно-осоково-вейниковый березняк на плато. 11 VI 1957. В. Липатова и И. Петрова» (LE!). – По березовым и еловым лесам, лесным полянам, в зарослях кустарников: *Аркт.-Гип., Сев.-Вост., Урал.-Сиб., Зап.-Сиб., Алт.-Енис., Тунг.-Лен. Байк. – Общ. распр.: Вост. Евр., Рос. ДВ, Монг.*

20. *P. urjanchaica* Roshev., 1932, Изв. Бот. сада АН СССР 30:777; Он же, 1934, во Фл. СССР, 2:395. Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 551; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 311. – *P. maydelii* Roshev. 1932, Изв. Бот. сада АН СССР 30:774; Он же, 1934, во Фл. СССР, 2:396; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:78. – *P. pratensis* subsp. *pratensis*, Цвелев, 1976, Злаки СССР:456. – **М. урянхайский** (рис. 4.19).

Описан из верховий Енисея. Turus (Цвелев, 1976: 456): «Усинский край и прилежащие части Урянхайских степей, 1907, И. Шульга» (LE!). – В смешанных лесах, по лесным опушкам: *Алт.-Енис., Тунг.-Лен., Байк. – Эндемик.*

21. *P. raduliformis* Prob., 1971, Нов. сист. высш. раст., 8:25; Цвелев, 1976, Злаки СССР:459; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:173; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 550; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 310. – **М. шероховатовидный** (рис. 4.20).

Описан с Дальнего Востока России. Turus (Цвелев, 1976: 459): «Бас. Тырмы, р. Талая, горные склоны. 4 VI 1909. В. Доктуровский» (LE!). – В лесах и на лесных полянах, среди кустарников: *Аркт.-Гип., Сев.-Вост., Урал.-Сиб., Зап.-Сиб., Алт.-Енис., Байк.* (См. рис. 3.3). – *Общ. распр.: Рос. ДВ, Монг., Яп.-Кит.*

22. *P. krasnoborovii* Stepanov, 1994, Флорогенетический анализ, 1: 104; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 549; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 310. – **М. Красноборова** (рис. 4.21).

Описан из Красноярского края. Turus (Степанов, 1994: 104): «Красноярский кр., Ермаковский район (Зап. Саян), долина р. Нижняя Буйба (правый приток р. Ус), 5–10 км от устья, высокотравная лужайка у елово-кедрового леса. 03 VII 1987, Н.В. Степанов» (NS!). – На лугах: *Алт.-Енис. – Эндемик.*

23. *P. angustifolia* L., 1753, Sp. Pl.:67; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:388; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:100; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:139; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:75; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:80; Пешкова, 1979, во Фл. Центр. Сиб., 1:108; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:170; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 549; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 310. – *P. pratensis* var. *angustifolia* (L.) Sm., 1800, Fl. Brit.:105; Крылов, 1928, Фл. Зап. Сиб., 2:287. – *P. pratensis* subsp. *angustifolia* (L.) Arcang. Compend. Fl. Ital.:787; Цвелев, 1976, Злаки СССР:458. – **М. узколистный** (рис. 4.22).

Описан из Европы. Turus (In Europa ad agrorum versuras). Lectotypus (Soreng in Cafferty et al., 2000: 254): Habitat in Europa ad grorum versuras (LINN-87.12, excluding second culm from the left). – По степным и суходольным лугам, на приречных песках и галечниках: во всех провинциях Сибири. – *Общ. распр.: Вост. Евр., Кавк., Сред. Азия, Рос. ДВ, Сканд., Атл. и Сред. Евр., Средиз., Малоаз., Иран., Гим., Джунг.-Каиш., Монг., Яп.-Кит.*

24. *P. alpigena* Lindm., 1918, Svensk Fanerogamfl.:91; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:390; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:135; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:76; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:81; Пешкова, 1979, во Фл. Центр. Сиб., 1:108; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:169; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 549; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 310. – *P. pratensis* var. *alpigena* Blytt 1861, Norg. Fl. 1:130; Крылов, 1928, Фл. Зап. Сиб., 2:287; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:103. – *P. pratensis* subsp. *alpigena* (Blytt) Hiitonon, 1933, Suom. Kasvio:205; Цвелев, 1972, Новости сист. высш. раст., 9:47; Он же, 1976, Злаки СССР: 456. – *P. sajanensis* Roshev., 1932, Изв. Бот. сада АН СССР 30:776; Он же, 1934, во Фл. СССР, 2:393; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:100; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:77. – **М. альпигенный** (рис. 4.23).

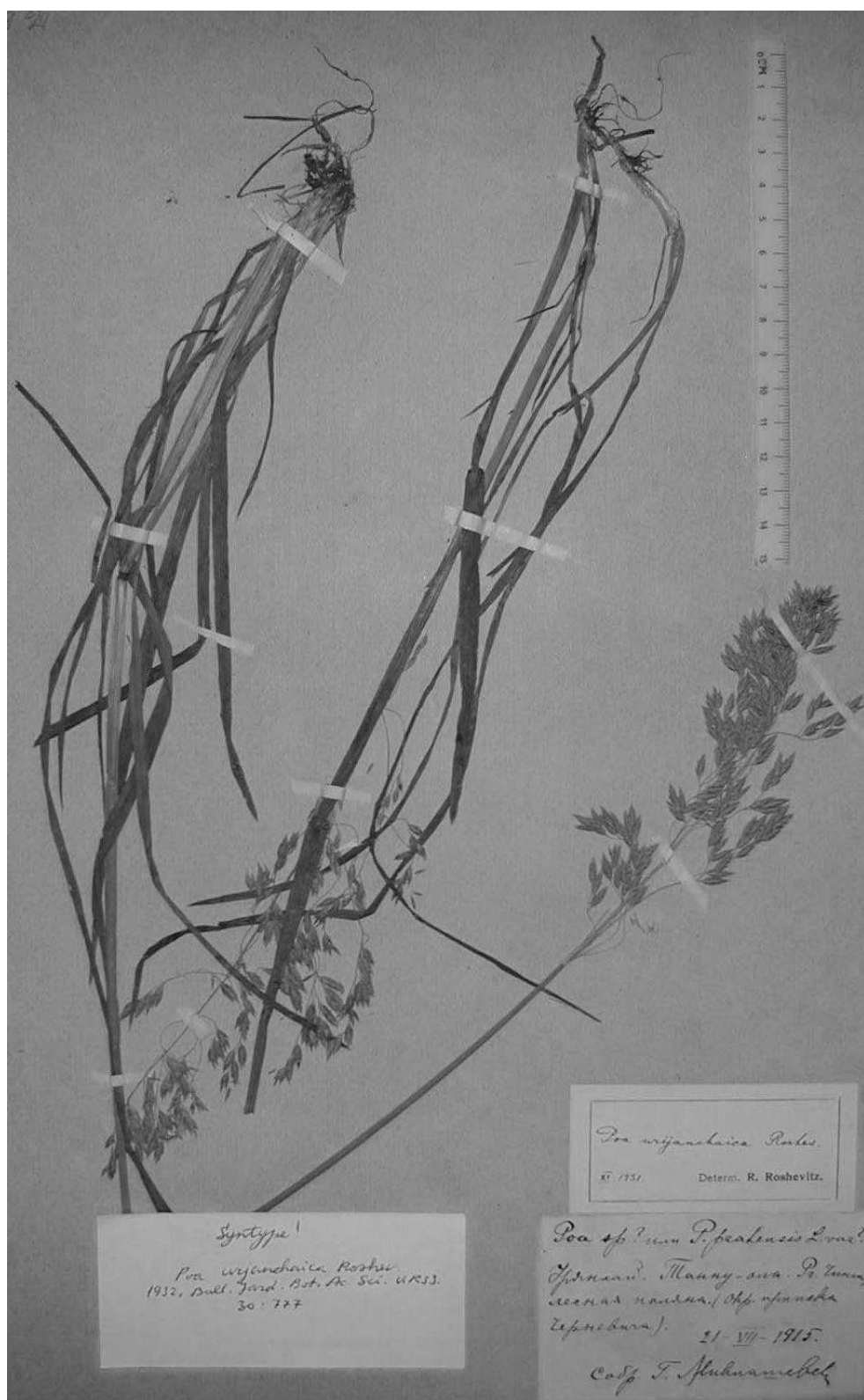
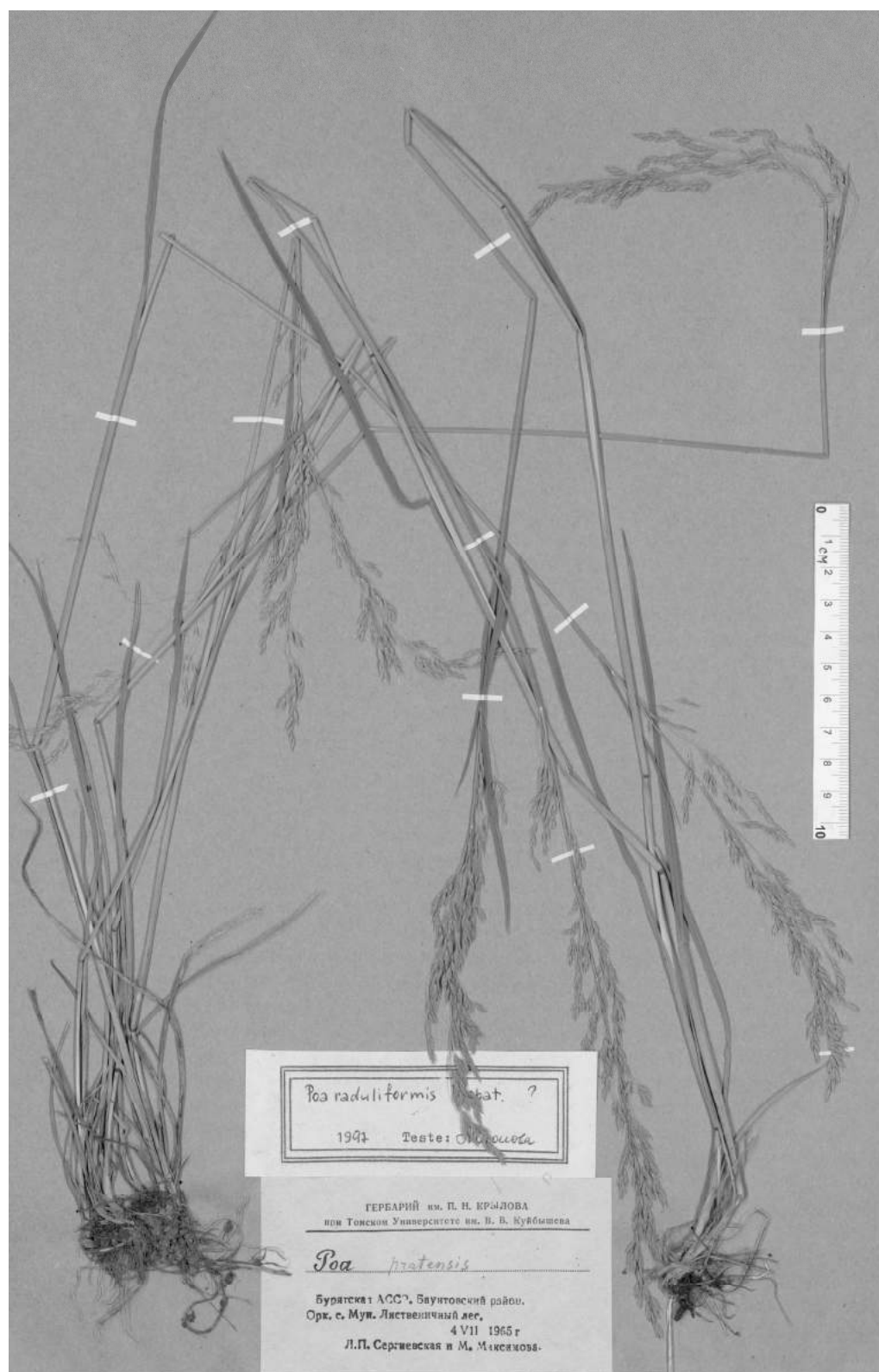


Рис. 4.19. *Poa urjanchaica*

Рис. 4.20. *Poa raduliformis*

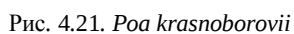


Рис. 4.22. *Poa angustifolia*



Рис. 4.23. *Poa alpigena*

Рис. 4.24. *Poa alpigena* subsp. *colpodea*

Описан из горных районов Скандинавии. *Lectotypus* (Цвелев, 1976: 457): «*Alpes Norveg. Pass*» (9: 93, plant A). Базиним: *P. pratensis* var. *alpigena* Fr. ex Blytt, nom. illeg. superfl. for «*P. pratensis* var. *iantha*» Laest. – В тундровых и луговых сообществах, по прибрежным пескам и галечникам. В высоких широтах и в верхнем горном поясе: *Аркт.-Гип.*, *Алт.-Енис.*, *Тунг.-Лен.*, *Байк.* – *Общ. распр.*: *Вост. Евр.*, *Рос. ДВ*, *Сканд.*, *Монг.*, *Яп.-Кит.*, *Сев.-Амер.*

24a. *P. alpigena* subsp. *colpodea* (Th. Fr.) Jurtzev et Petrovsky, 1980, Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол., 85 (6): 100; Цвелев, 1976, Злаки СССР:457; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 549; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 310. – *P. alpigena* var. *colpodea* (Th. Fr.) Schol., 1934, Vasc. Pl. Svalb.:89; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:136. – *P. alpigena* f. *vivipara* Roshev., 1934, во Фл. СССР, 2:390; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:81. – *P. alpigena* var. *vivipara* Hultén, 1942, Fl. Al. 2:198; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:76. – *P. stricta* subsp. *colpodea* Th. Fr., 1869, Öfvers. Förh. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad., 26: 138. – *P. pratensis* var. *alpigena* f. *vivipara* Krylov, 1928, Фл. Зап. Сиб. 2:287. – **М. колподиевый** (рис. 4.24).

Описан с о. Шпицберген. *Typos* (Цвелев, 1976: 457): *Insulae Spetsbergensis*, Liefdebay, 2 Sep 1868, Th. M. Fries (US-947469!). Базиним: *Poa stricta* subsp. *colpodea* Th. Fr.). – По тундрам, приречным пескам и галечникам, на лужайках.: *Аркт.-Гип.* – *Общ. распр.*: *Вост. Евр.*, *Рос. ДВ*, *Сканд.*, *Сев.-Амер.*

25. *P. sobolevskiana* Gadosch., 1963, Изв. Сиб. отд. АН СССР, 4, Сер. биол.-мед. 1:73; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:174; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 550; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 310. – *P. alpigena* subsp. *sobolevskiana* (Gadosch.) Tzvelev. 1974, Новости сист. высш. раст., 11:27; Он же, 1976, Злаки СССР: 457. – **М. Соболевской** (рис. 4.25).

Описан из Тувы. Турпс (Цвелев, 1976: 457): «Бай-Тайгинский р-н, оз. Иерихоль, берег озера. 14 VII 1962., С. Гудошников и Ф. Калабанов» (ТК!). – На влажных прибрежных лугах, песках и галечниках: *Алт.-Енис.* – *Эндемик*.

26. *P. sublanata* Reverd., 1934, Сист. зам. Герб. Том. ун-та, 2-3:1; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР. 2:134; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:75; Цвелев, 1976, Злаки СССР:458; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:174; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 550; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 311. – **М. почти-шерстистый** (рис. 4.26).

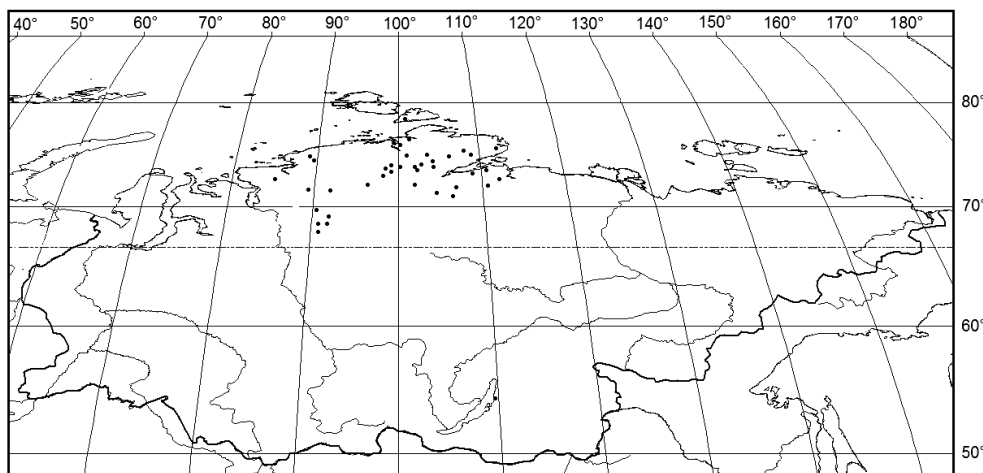


Рис. 4.71. Географическое распространение *Poa tolmatchewii* на территории Сибири

Описан с севера Красноярского края. Турпс (Цвелев, 1976: 456): «Енисей, 69°45', о. Леонтьевский, пески. 31 VII 1914. В. Ревердатто» (ТК!). – В тундрах, на лужайках, на прибрежных песках и галечниках: *Аркт.-Гип.*, *Сев.-Вост.*, *Тунг.-Лен.* – *Общ. распр.: Рос. ДВ.*

26а. *P. sublanata* subsp. *vivipara* (Tzvelev) Olonova, 1998, Turczaninovia, 1(4):13; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 550; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 311. – *P. sublanata* var. *vivipara* Tzvelev. 1964, Аркт. фл. СССР, 2:135. Базионим: *P. sublanata* var. *vivipara* Tzvelev. – На прибрежных песках и галечниках: *Аркт.-Гип.*

27. *P. tianschanica* (Regel) Hack. ex O. Fedtsch., 1903, Тр. Петерб. бот. сада, 21:441; Цвелев, 1976, Злаки СССР:459; Пешкова, 1979, во Фл. Центр. Сиб., 1:113; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:174; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 551; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 311. – *P. macrocalyx* var. *tianschanica* Regel, 1881, Тр. Петерб. бот. сада, 7:619. – **М. тяньшанский** (рис. 4.27).

Описан с Тянь-Шаня. Турпс (Цвелев, 1976: 459): «In valle Dshauku med., 8500-11600. 7 IX 1877. А. Regel. »(LE!) Базионим: *P. macrocalyx* var. *tianschanica* Regel. – На солонцеватых песках и галечниках, в степи, до верхнего горного пояса: *Алт.-Енис.*, *Тунг.-Лен.* – *Общ. распр.: Сред. Азия, Гим., Джунг.-Каиш., Монг., Яп.-Кит.*

Рис. 4.25. *Poa sobolevskiana*



Рис. 4.26. *Poa sublanata*

Рис. 4.27. *Poa tianschanica*

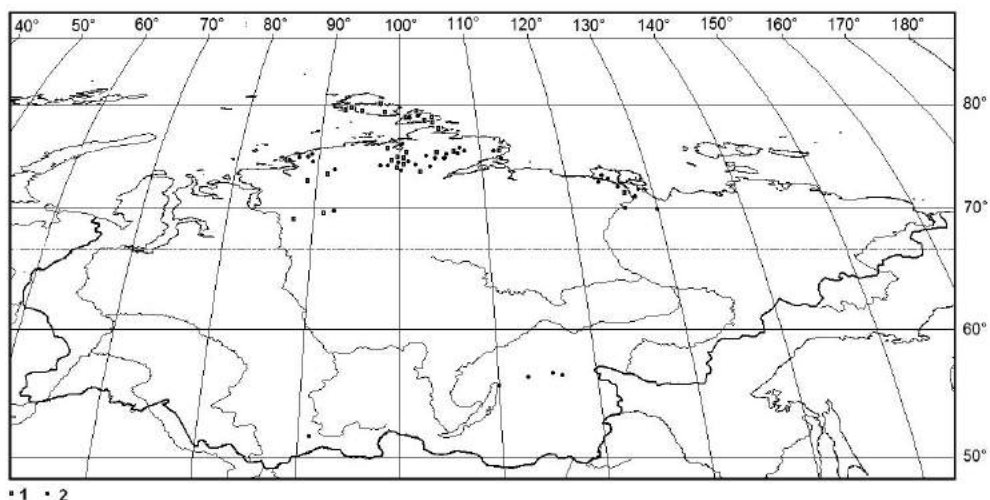


Рис. 4.72. Географическое распространение *Poa abbreviata* (1) и *P. pseudoabbreviata* (2) на территории Сибири

28. *P. kuraica* Olonova, 2000, Сист. зам. Герб. Том. ун-та, 91:5; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 550; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 310. – **М. курайский** (рис. 4.28).

Описан с Алтая. Holotypus (Алтай, Курайский хр., дол. р. Тобожок, засоленный лужок у озера. 9 VII 1980. А.С. и Т.В. Ревушкины, С.Н. Выдрина, М.В. Олонова, Н.В. Папушина (ТК!). – По сыроватым засоленным лужайкам в верхнем и среднем горном поясе: *Алт.-Енис.* – Эндемик.

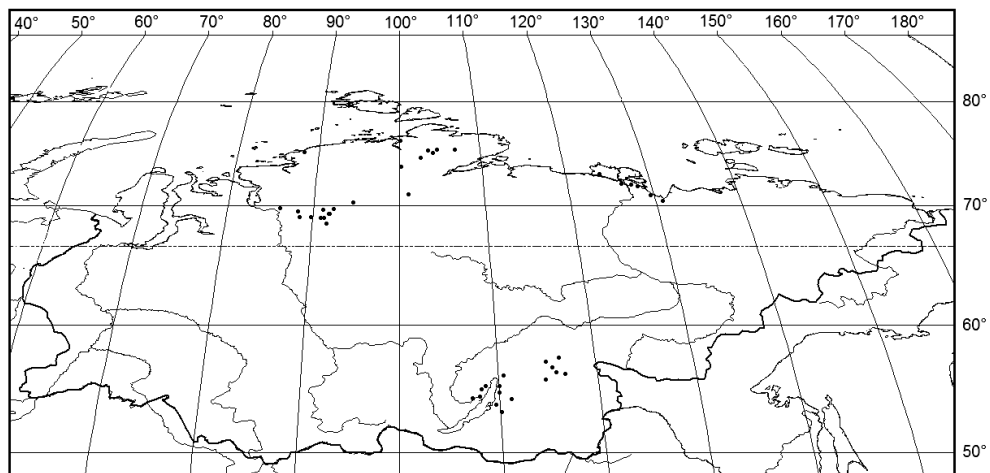


Рис. 4.73. Географическое распространение *Poa raucispicula* на территории Сибири

29. *P. sabulosa* (Roshev.) Turcz. ex Roshev., 1934, во Фл. СССР, 2:394; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:100; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:173; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 550. – *P. pratensis* var. *sabulosa* Roshev., 1934, во Фл. СССР, 2:383; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:79. – *P. pratensis* subsp. *sabulosa* (Roshev.) Tzvelev, 1974, Новости сист. высш. раст.:27; Он же, 1976, Злаки СССР:458. – **М. песчаный**.

Рис. 4.28. *Poa kuraica*

Рис. 4.29. *Poa tolmatchewii*

Описан из Восточной Сибири. *Typus* (Цвелев, 1976: 458): «In sabulosis ad Baicalem prope Posolskoi, 1829, Turczaninow» (LE!). Базиним: *Poa pratensis* var. *sabulosa* Turcz. ex Roshev. – На солонцеватых лугах, песках и галечниках нижнего горного пояса: *Байк.* – *Общ. распр.:* *Монг.*

Sect. *Poastena* Prob., 2006, Фл. РДВ: 443.

Многолетние растения, дерновинные или с короткими подземными побегами. Влагалища верхних стеблевых листьев шероховатые, веточки метелко- и остро-шероховатые от многочисленных шипиков. Нижние цветковые чешуи с хорошо выраженными жилками, обильно опушены по килю и боковым жилкам, каллус с пучком длинных волосков. Верхние цветковые чешуи по киям с шипиками, переходящими в нижней части в реснички, между киями коротковолосистые.

Typus: *P. almasovii* Golub.

30. *P. tolmatchewii* Roshev., 1932, Изв. Бот. сада АН СССР, 30:299; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:411; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:131; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:87; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:87; Цвелев, 1976, Злаки СССР:455; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:175; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 552; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 309. – **М. Толмачева** (рис. 4.29).

Описан из Красноярского края (с п-ва Таймыр). Holotypus (Цвелев, 2012: 279): «Вост. Таймыр, низовья Яму-Тариды (бас. Таймырского озера), р-н весновки экспедиции (74°27' с.ш., 102°50' в.д.). Нижняя часть склона у берега Яму-Тариды, близ стоянки экспедиции, обычно. 13 IX 1928[fl.] № 834. А. Толмачев» (LE!). – На каменистых и щебнистых склонах и в тундрах: *Аркт.-Гип., Чук., Байк. – Общ. распр.: Вост. Евр., Рос. ДВ, Сканд., Сев.-Амер.*

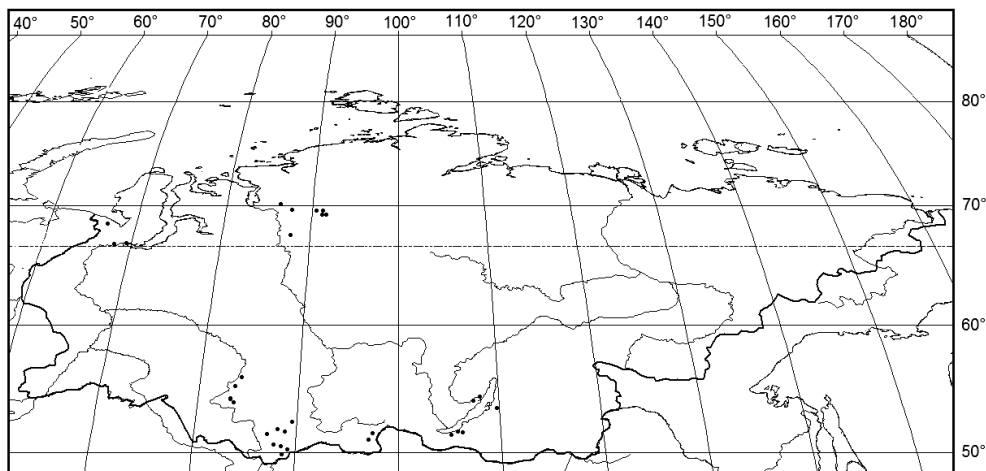


Рис. 4.74. Географическое распространение *Poa nemoralis* на территории Сибири

Subgen Stenopoa (Dumort.) Soreng et L.J. Gillespie, 2007, Aliso, 23:432.

Многолетние дерновинные растения. Нижние цветковые чешуи обыкновенно негусто опушены по килю и боковым жилкам, каллус с пучком длинных волосков или голый. Верхние цветковые чешуи по киям с шипиками, между киями голые или коротковолосистые.

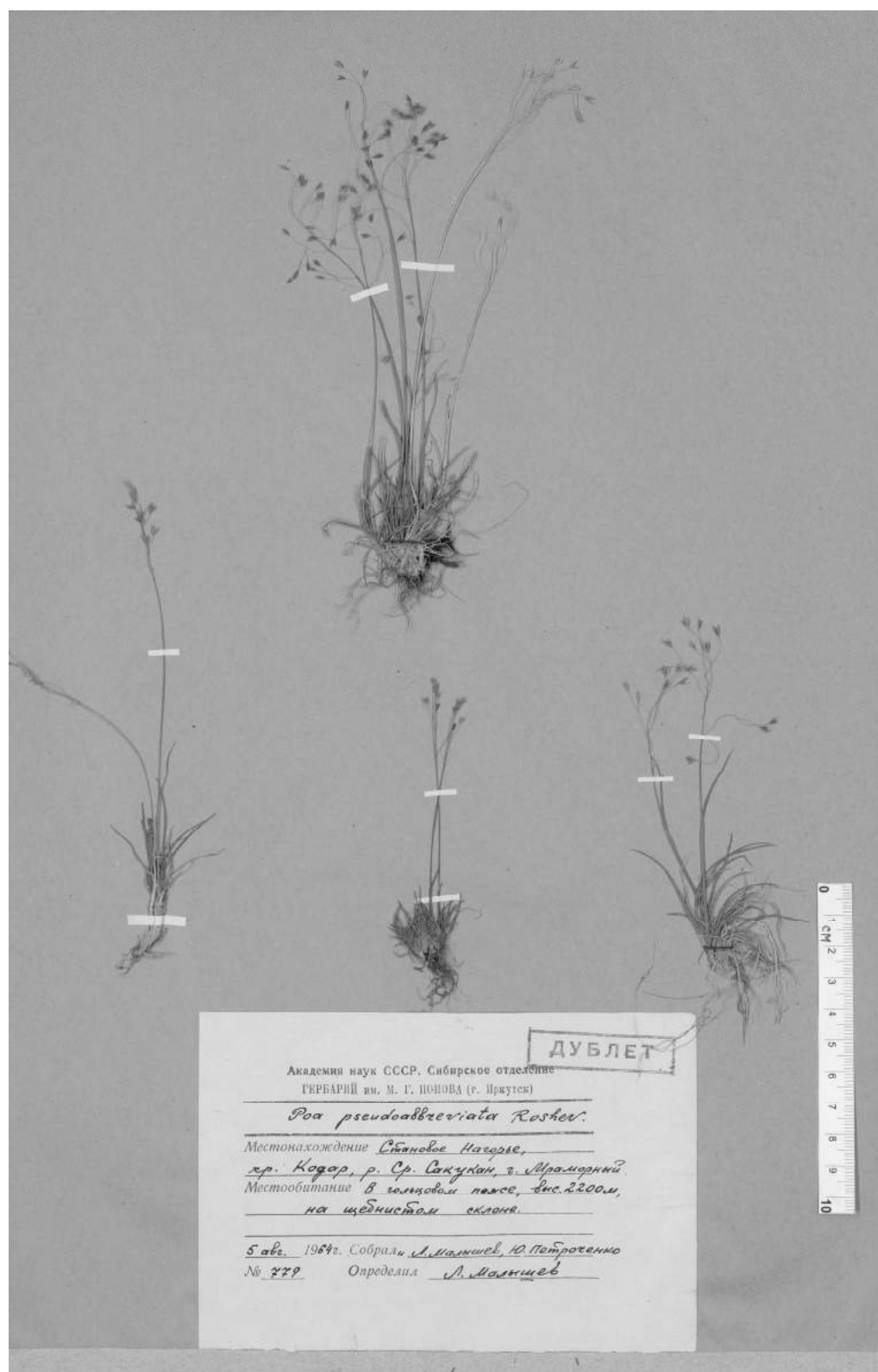
Typus: *P. pratensis* L.

Basionim: *Poa* sect. *Stenopoa*

Sect. *Abbreviatae* Nannf. 1935, Symb. Bot. Upps.1, 5:25.

Многолетние густодерновинные растения. Влагалища верхних стеблевых листьев гладкие, замкнуты на 1/6–1/4 длины. Веточки метелки обыкновенно шероховатые. Колоски редко бывают пролиферированными. Нижние цветковые чешуи по килю и жилкам опушены, каллус с пучком длинных волосков или голый. Верхние цветковые чешуи по киям с шипиками, в нижней части нередко переходящими в короткие волоски. Пыльники 0.4–1.8 мм.

Typus: *P. abbreviata* R. Br.

Рис. 4.30. *Poa pseudoabbreviata*

31. *P. pseudoabbreviata* Roshev., 1922, Бот. мат. (Ленинград), 3:91; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:413; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:103; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:146; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:88; Пешкова, 1979, во Фл. Центр. Сиб., 1:111; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:179; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 552; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 312. – **М. ложноукороченный** (рис. 4.30).

Описан из Бурятии, с Восточного Саяна. Lectotypus (Цвелев, 1976: 467): «Тункинский у., Гарганский перевал. 30–31 VII 1902. В. Комаров» (LE!). – По каменистым тундрам и прибрежным галечникам: *Аркт.-Гип.*, *Тунг.-Лен.*, *Байк.* – *Общ. распр.*: *Рос. ДВ*, *Сев. Амер.*

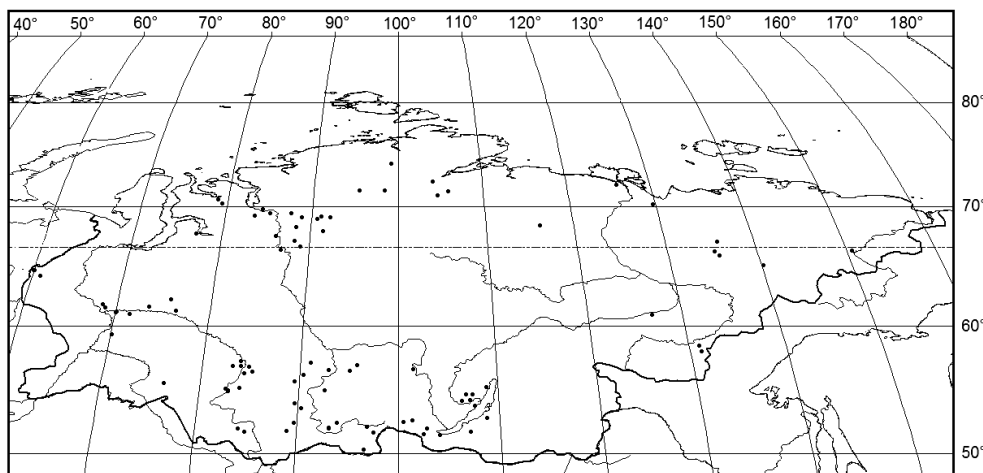


Рис. 4.75. Географическое распространение *Poa palustris* на территории Сибири

32. *P. abbreviata* R. Br., 1824, Suppl. to App. Parry's First Voy. Bot.:287; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:412; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:142; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:179; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 552; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 312. – **М. укороченный** (рис. 4.31).

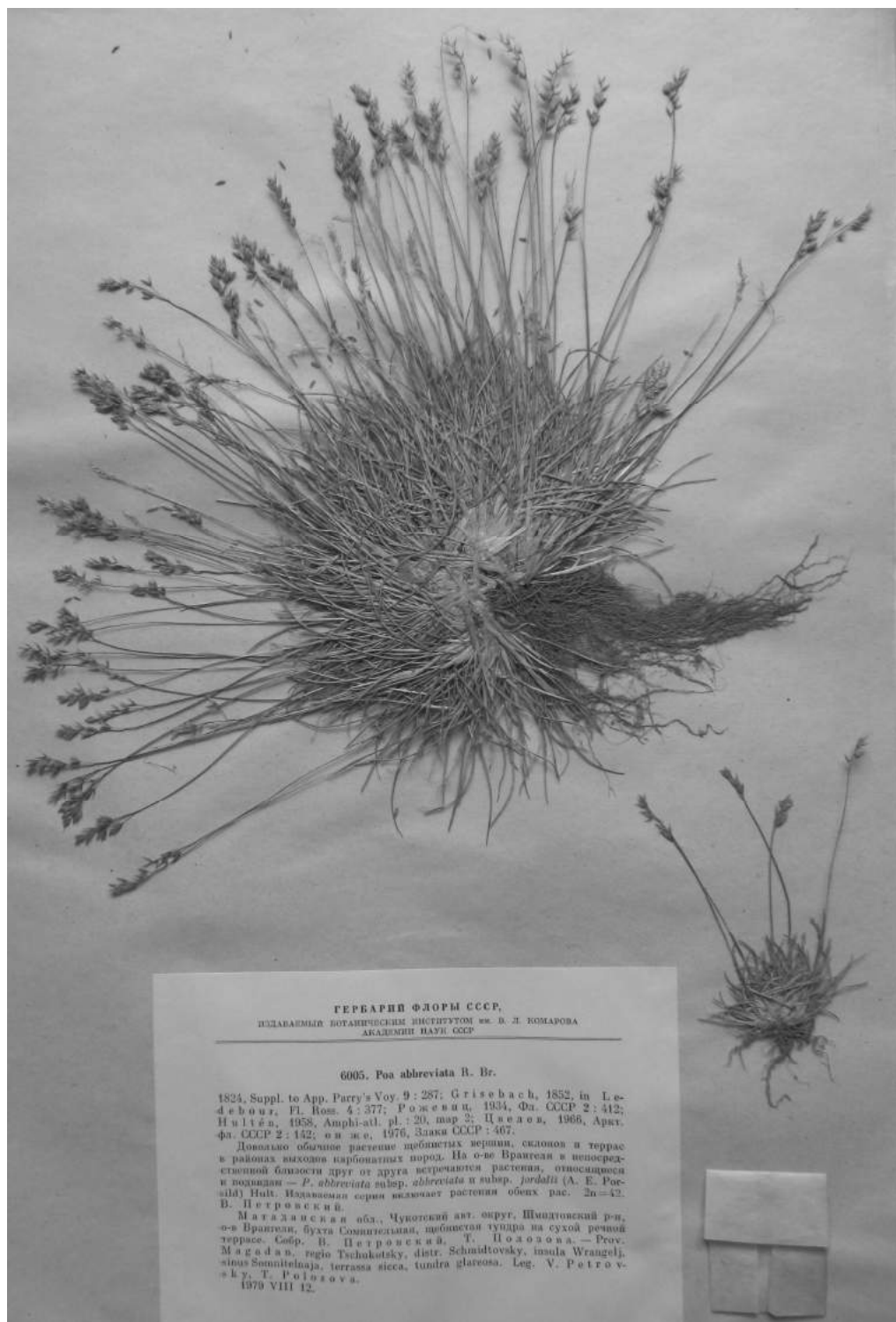
Описан из Канады (Арктический архипелаг). Isotypus (Цвелев, 1976: 467): «Melville Island, leg. Parry» (LE!). – В каменистых и щебнистых тундрах, по прибрежным пескам и галечникам: *Аркт.-Гип.* – *Общ. распр.*: *Вост. Евр.*, *Рос. ДВ*, *Сканд.*, *Сев. Амер.*

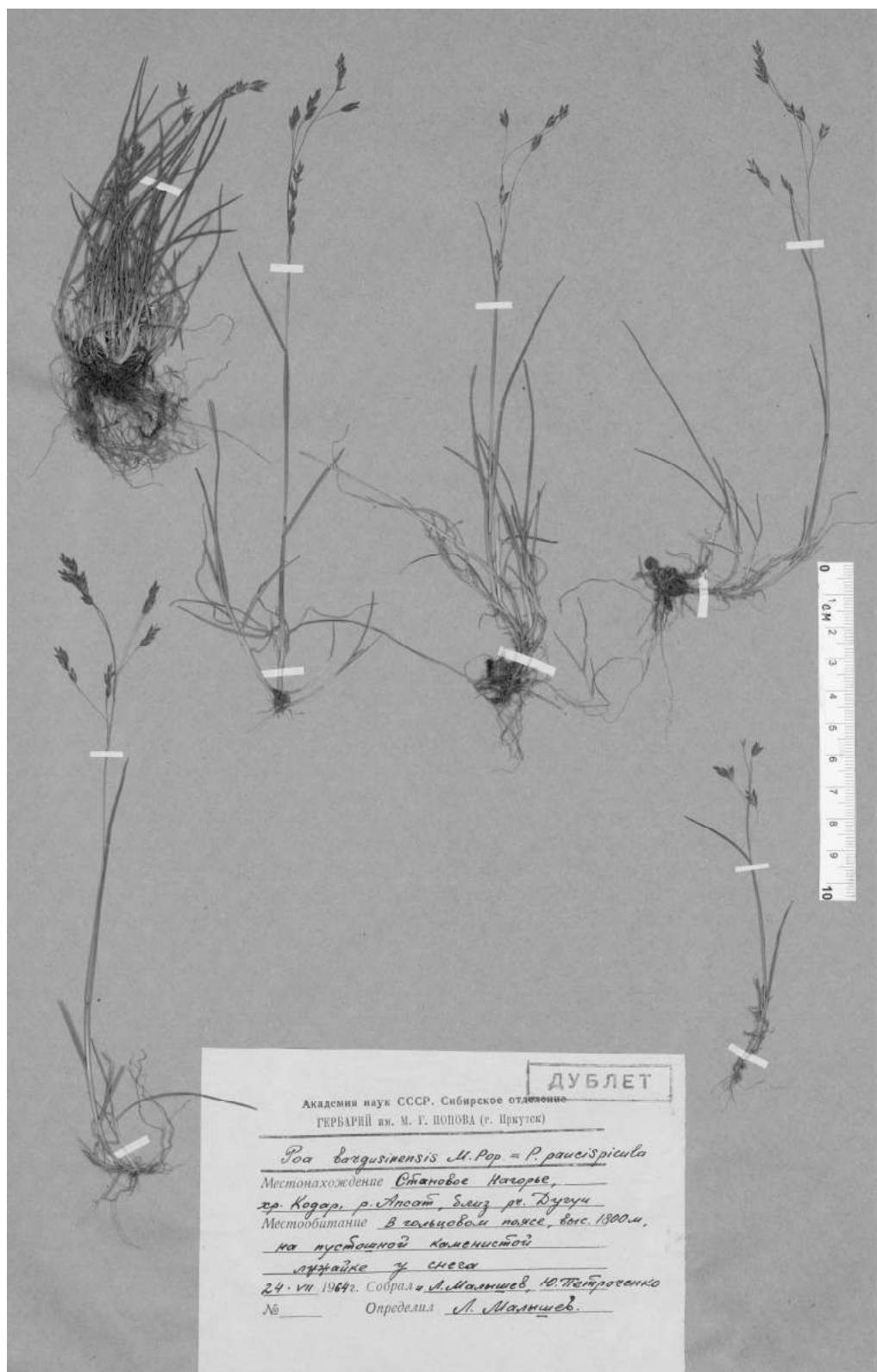
Sect. *Oreinos* Asch. et Graebn. 1900, Syn. Mytteleur. Fl. 2, 1:400.

Многолетние густодерновинные растения с короткими подземными побегами или без них. Влагалища верхних стеблевых листьев гладкие, замкнуты на 1/3–1/2 длины. Веточки метелки обыкновенно шероховатые. Колоски не бывают пролиферированными. Нижние цветковые чешуи по килю и жилкам опушены, каллус с небольшим пучком длинных волосков. Верхние цветковые чешуи по килям с шипиками. Пыльники 0.5–1.4 мм.

Турпу: *P. laxa* Haenke.

33. *P. paucispicula* Scribn. et Merr., 1910, Contr. U. S. Nat. Herb. 13, 3:69; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:144; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:89; Пешкова, 1979, Фл. Центр. Сиб., 1:111; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:178; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 553; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 312. – *P. leptocoma* subsp. *paucispicula* (Scribn. et Merr.) Tzvelev, 1972, Новости сист. высш. раст., 9:54; Цвелев, 1976, Злаки СССР:464. – *P. taimyrensis* Roshev. 1932, Изв. Бот. сада АН СССР, 30:299; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:86. – *P. bargusinensis* Popov 1957, Бот. мат. (Ленинград), 18:4; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:101. – **М. немногokolоско-вый** (рис. 4.32).

Рис. 4.31. *Poa abbreviata*

Рис. 4.32. *Poa paucispicula*

Описан с Аляски. *Isotypus* (Цвелев, 1976: 465): «Yakutat Bay, Hidden Glacier. 20 Jun 1899. № 970, F.V. Coville and T.H. Kearney» (LE!). – На речном аллювии, на лужайках, в каменистых тундрах: *Аркт.-Гип.*, *Тунг.-Лен.*, *Байк.* – *Общ. распр.*: *Рос. ДВ, Сев. Амер.*

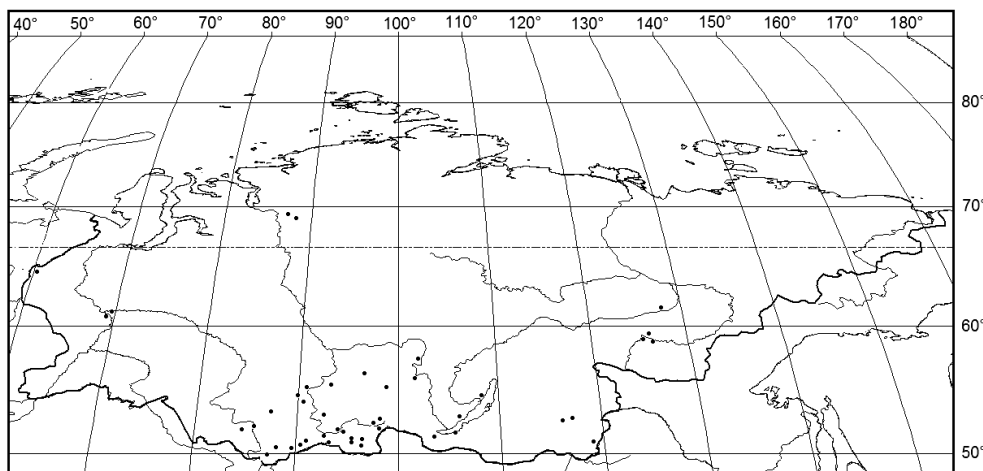


Рис. 4.76. Географическое распространение *Poa intricata* на территории Сибири

Sect. *Pandemos* Asch. et Graebner, 1900, Syn. Mitteleur. Fl.:425.

Многолетние рыхлодерновинные растения с короткими подземными побегами или без них. Влагалища верхних стеблевых листьев гладкие, замкнуты на 1/4–1/3 длины. Веточки метелки обыкновенно шероховатые. Колоски не бывают пролиферируемыми. Нижние цветковые чешуи по килю и жилкам опушены, каллус с небольшим пучком длинных волосков. Верхние цветковые чешуи по киям с очень короткими шипиками. Пыльники 1.2–1.8 мм.

Турпс: *P. trivialis* L.

34. *P. trivialis* L., 1753, Sp. Pl.:67; Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1:96; Крылов, 1928, Фл. Зап. Сиб., 2:296; Рожевиц, 1934, Фл. СССР, 2:386; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:99; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:159; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:72; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:78; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:179; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 553; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 311. – **М. обыкновенный** (рис. 4.33).

Описан из Европы. Neotypus (Soreng in Cafferty et al., 2000: 256): (LINN-87.9). – На лесных лугах, на прибрежных песках и галечниках, по опушкам темнохвойных и смешанных лесов, в березовых колках: *Зап.-Сиб.*, *Алт.-Енис.*, *Байк.* – *Общ. распр.*: *Вост. Евр.*, *Кавк.*, *Сред. Азия*, *Рос. ДВ*, *Сканд.*, *Атл. и Сред. Евр.*, *Средиз.*, *Малоаз.*, *Иран*, *Гим.*

Sect. *Stenopora* Dumort. 1823 [1824]. Observ. Gramin. Belg.:110, 1132.

Плотнoderновинные растения, без ползучих побегов. Влагалища верхних стеблевых листьев, как правило, шероховатые, замкнуты менее чем на 1/6(1/5) длины. Метелки рыхлые, пирамидальные или узкие, сжатые. Нижние цветковые чешуи по килю и жилкам обыкновенно опушены негустыми волосками, между жилками опушение более короткое, а чаще всего вообще отсутствует. Верхние цветковые чешуи по киям с шипиками, между киями голые или опушены короткими прижатыми волосками. Каллус нижних цветковых чешуй с пучком длинных извилистых волосков или голый. Колоски бывают пролиферируемыми крайне редко.

Lectotypus: *Poa nemoralis* L. (Tzvelev, 1972, Новости сист. высш. раст., 9: 50).

Рис. 4.33. *Poa trivialis*



Рис. 4.34. *Poa nemoralis*

Aggr. *P. nemoralis* L., 35-37.

35. *P. nemoralis* L., 1753, Sp. Pl. 1: 69; Ledeb., 1829, Fl. Alt. 1:99; Крылов, 1928, Фл. Зап. Сиб., 2:291; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:400; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:101; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:148; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:81; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:84; Пешкова, 1979, Фл. Центр. Сиб., 1:100; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:184; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 555; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 313. – *P. nemoralis subsp. nemoralis* (L.) Tzvelev, 1976, Злаки СССР:468. – **М. лесной** (рис. 4.34).

Описан из Европы. Lectotypus (Soreng in Cafferty et al., 2000: 255): «Sweden. Upland, Danmark Parish, Linnés Hammarby. 14 Jun 1933. Nylander s.n.» (BM). – В лиственных и смешанных лесах, по их опушкам, в зарослях кустарников: *все районы Сибири*. – *Общ. распр.*: Вост. Евр., Кавк., Сред. Азия, Рос. ДВ, Сканд., Атл. и Сред. Евр., Средиз., Малоаз., Иран, Гим., Джунг.-Каиш., Монг., Яп.-Кит., Сев.-Амер.

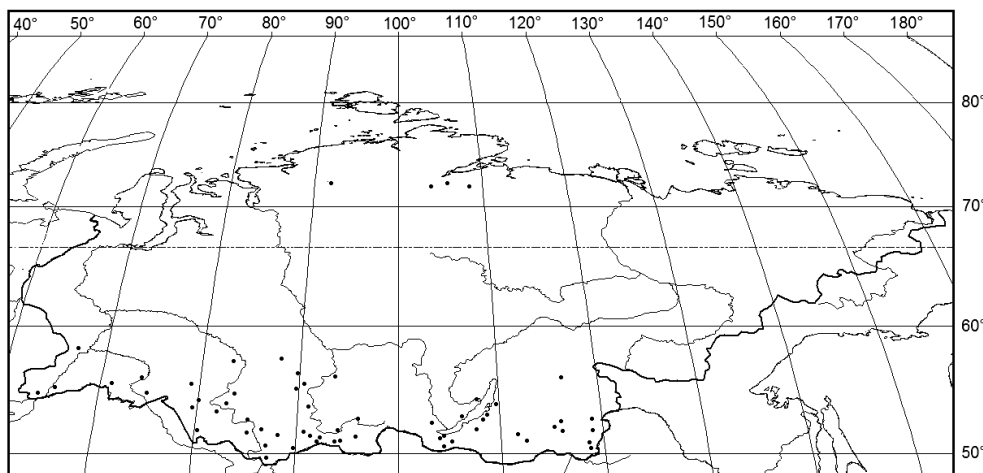


Рис. 4.77. Географическое распространение *Poa urssulensis* на территории Сибири

36. *P. orientalis*¹ Tzvelev, 2009, Новости сист. высш. раст., 41:24. – М. восточный.

Турпс (Цвелев, 2009: 22): «Челябинская обл., Соткинский район, на склоне горного увала Санка-Бакал, липово-сосновый лес. 4 VII 1940. Л. Соколова» (LE). – В сосновых и березовых лесах. *Урал.-Сиб., Зап.-Сиб.* – *Общ. распр.*: Вост. Евр.

37. *P. subpolaris* Куваев, Новости сист. высш. раст., 24:18. 1987; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 556; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 313. – М. приполярный.

Описан с Приполярного Урала. Турпс (Куваев, 1987: 18): «Приполярный Урал, зап. склон хребта, пойменный редкостойный лес по правому берегу р. М. Патек ниже подошвы сев.-зап. отрога высоты 1294, 340 м над ур. м. 14 IX 1948. №782. В. Куваев» (LE!). – В сыроватых и влажных разреженных лесах и в лесотундре: *Аркт.-Гип., Урал.-Сиб., Зап.-Сиб.* – Эндемик.

Aggr. *P. palustris* L., 38.

38. *P. palustris* L., 1759, Syst. Nat.(ed. 10), 2: 874; Крылов, 1928, Фл. Зап. Сиб., 2:293; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:397; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:101; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:150; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:79; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:82; Пешкова, 1979, Фл. Центр. Сиб., 1:101; Олонова, 1990, во Фл.

¹ Название, данное Н.Н. Цвелевым, не может быть использовано, поскольку, согласно базе данных TROPICOS (Soreng, on line), так уже был назван мятлик, описанный из Южной Америки.

Сиб., 2:184; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 555; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 312. – *P. palustris* subsp. *palustris* (L.) Tzvelev, 1976, Злаки СССР:470. – **М. болотный** (рис. 4.35).

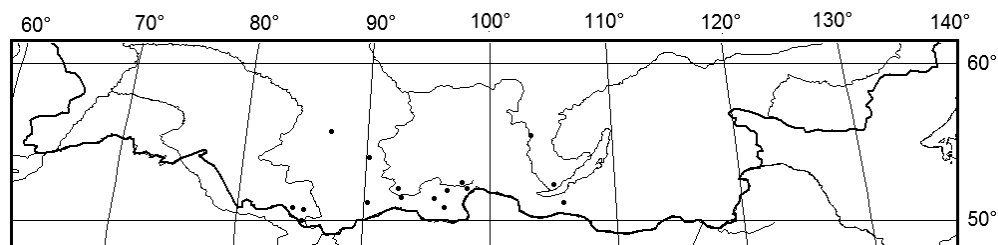


Рис. 4.78. Географическое распространение *Poa krylovii* на территории Сибири

Описан из Европы. Lectotypus (Soreng in Cafferty et al., 2000: 256): (LINN-87.21). – На лугах, по берегам водоемов, в зарослях кустарников и разреженных лесах: во всех провинциях Сибири (рис. 4.78). – *Общ. распр.: Вост. Евр., Кавк., Сред. Азия, Рос. ДВ, Сканд., Атл. и Сред. Евр., Средиз., Малоаз., Иран, Гим., Джунг.-Каиш., Монг., Яп.-Кит., Сев.-Амер.*

Aggr. *P. intricata* Wein, 39.

39. Aggr. *P. intricata* Wein (pro hybr.) 1911, 9: 37: Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 9: 378. 1911. – М. запутанный (рис. 4.36).

Typus (Soreng, TROPICOS): Germany: «Harzes, In Gebüsch an der Eine südwestlich von Abberode und am Kunstteiche bei Wettelrode mit den häufigen Eltern» (OM). – В лиственных и смешанных лесах, по их опушкам, в зарослях кустарников, по скальным выходам, на лугах: по-видимому, все районы Сибири (рис. 4.79). – *Общ. распр.: Вост. Евр., Кавк., Сред. Азия, Рос. ДВ, Сканд., Атл. и Сред. Евр., Средиз., Монг., Яп.-Кит., Сев.-Амер.*

Aggr. *P. urssulensis* Trin. (pro hybr.), 40–42.

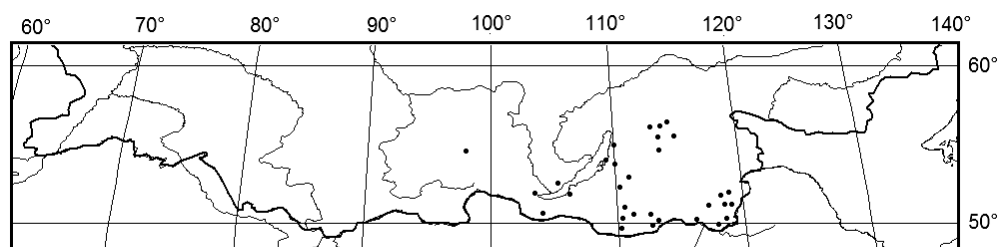
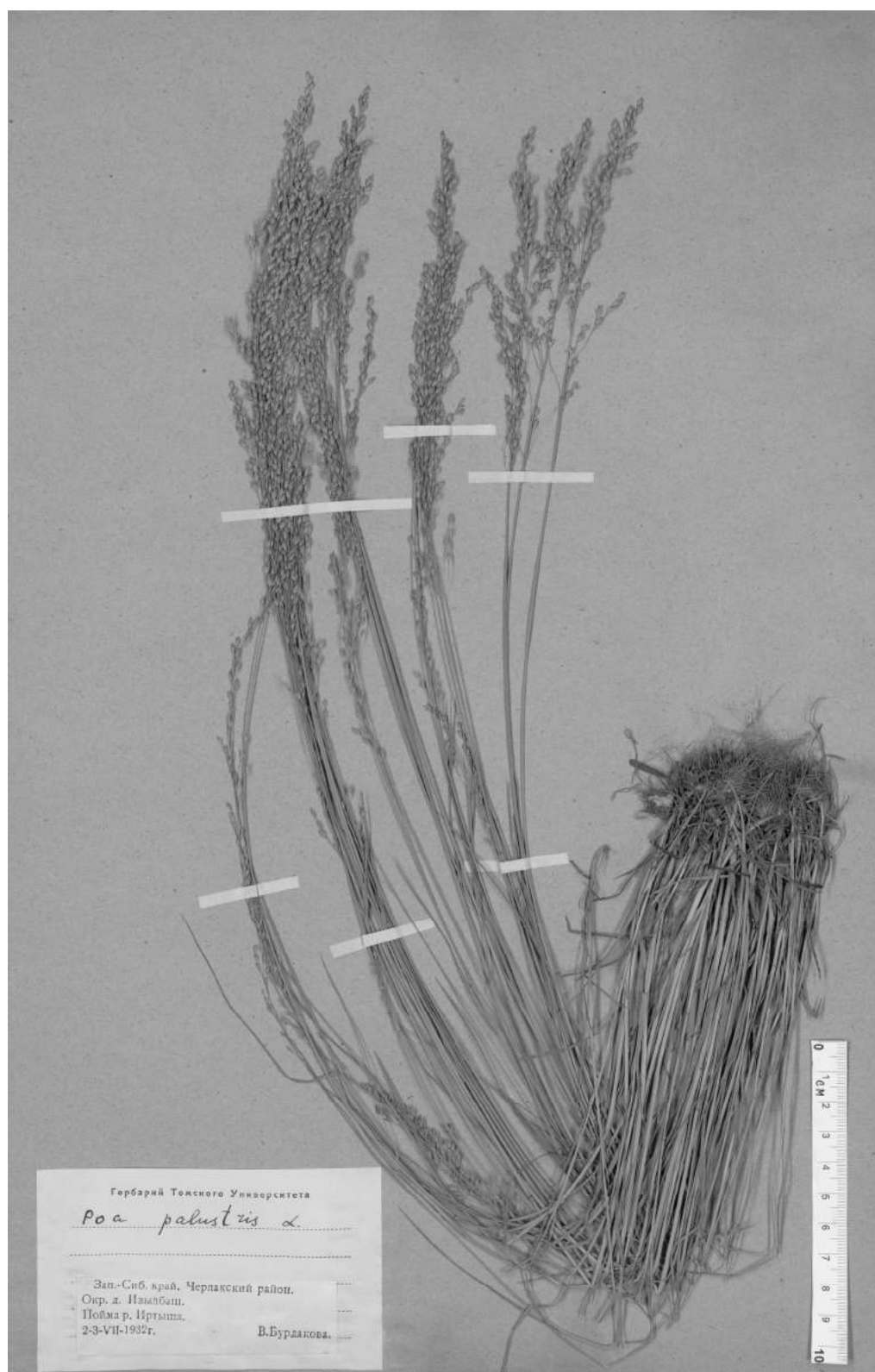


Рис. 4.79. Географическое распространение *Poa skvortzovii* на территории Сибири

40. *P. urssulensis* Trin., 1835, Mem. Acad. Sci. Petersb. Sav. Etrang. 2: 527; Цвелев, 1976, Злаки СССР:471; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:185; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 557; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 313. – *P. nemoralis* var. *urssulensis* (Trin.) Griseb. ex Ledeb. 1853, Fl. Ross. 4:376; Крылов, 1928, Фл. Зап. Сиб., 2:292. – М. урскульский (рис. 4.37).

Описан с Алтая. Holotypus (Цвелев, 1976, 471): «Altai, ad fl. Urssul. 1833. A. Bunge» (LE!). – На остепненных, каменистых и щебнистых склонах, в зарослях кустарников до среднего горного пояса: все районы Сибири. – *Общ. распр.: Вост. Евр., Кавк., Сред. Азия, Рос. ДВ, Сканд., Атл. и Сред. Евр., Монг., Яп.-Кит.*

Рис. 4.35. *Poa palustris*

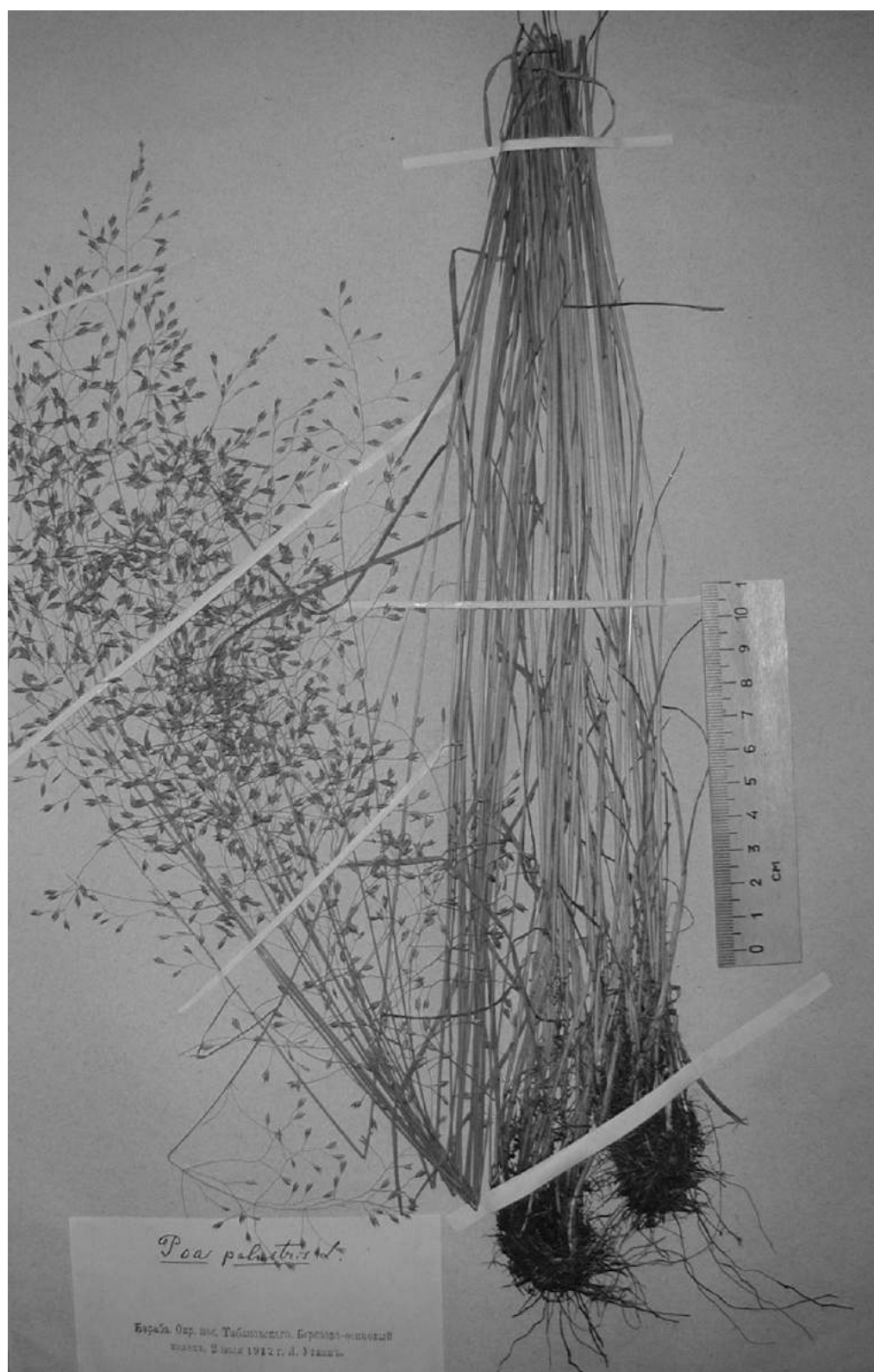
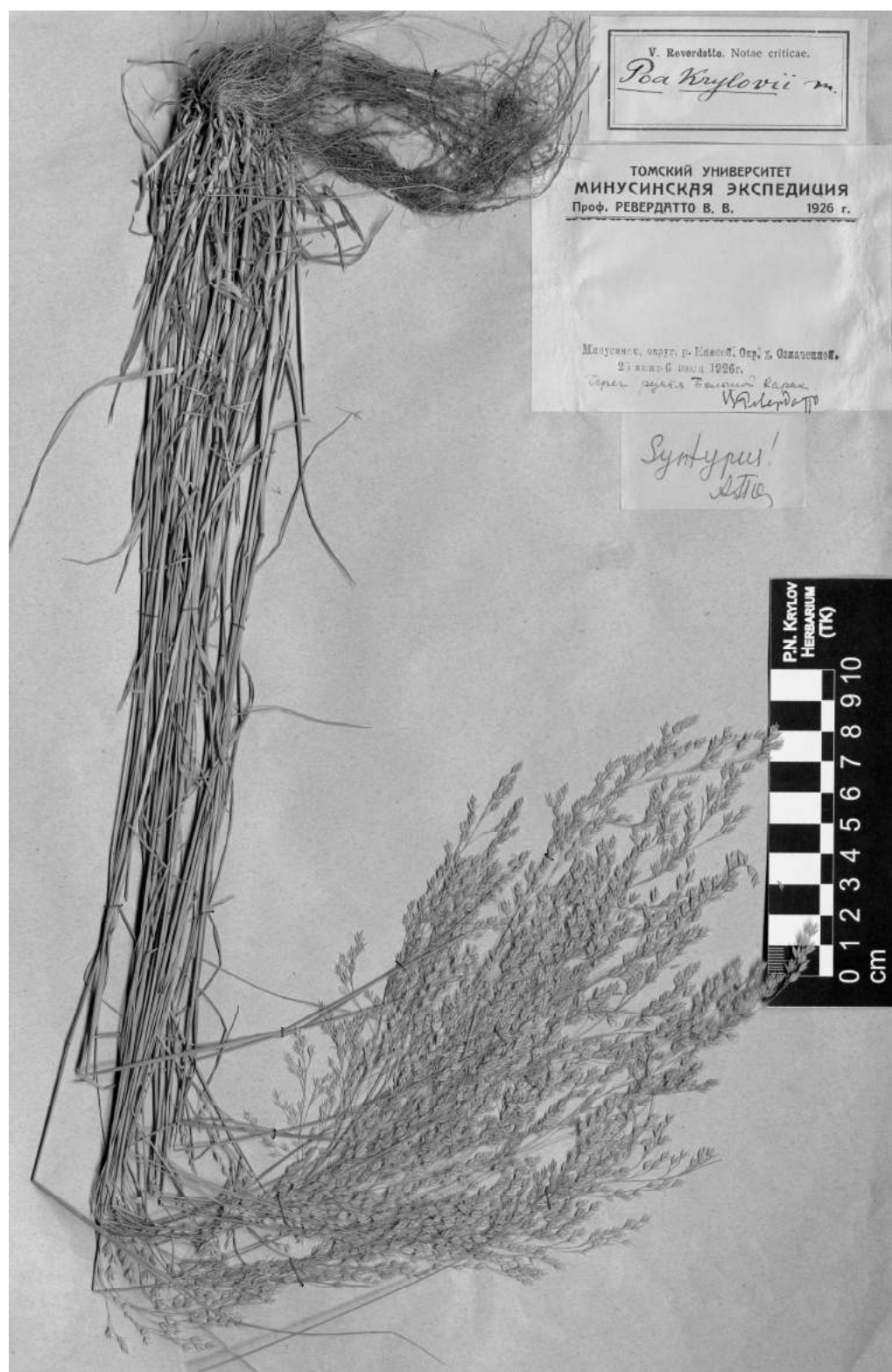


Рис. 4.36. *Poa intricata*

Рис. 4.37. *Poa urssulensis*

Рис. 4.38. *Poa krylovii*

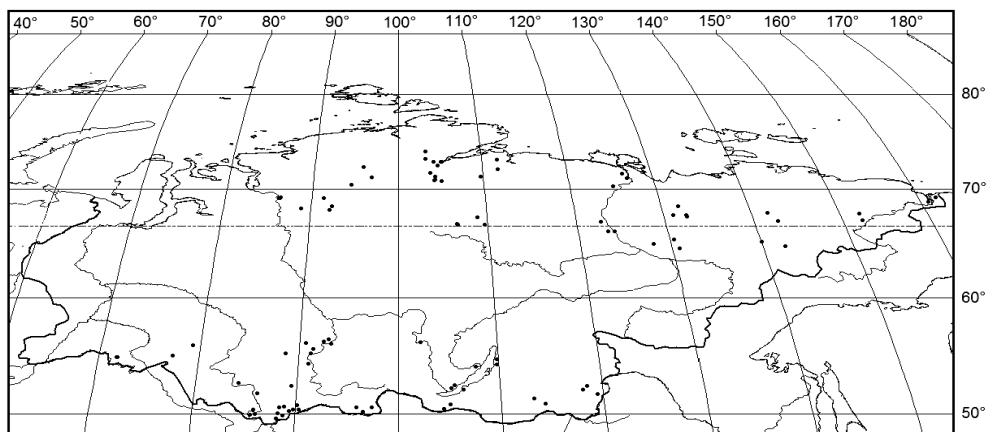


Рис. 4.80. Географическое распространение *Poa stepposa* на территории Сибири

41. *P. krylovii* Reverd. 1936, Сист. зам. Герб. Том. ун-та, 8:3; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:84; Цвелев, 1976, Злаки СССР:470; Пешкова, 1979, Фл. Центр. Сиб., 1:110; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:183; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 555; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 313. – **М. Крылова** (рис. 4.38).

Описан с юга Красноярского края. *Lectotypus* (Цвелев, 1976: 470): «Минусинский округ, окр. дер. Означенной, горные степные склоны. 1–20 VI 1927. В. Ревердатто» (ТК!). – На остепненных, каменистых и закустаренных склонах и скалах: *Зап.-Сиб., Алт.-Енис., Байк.* – *Общ. распр.: Монг.*

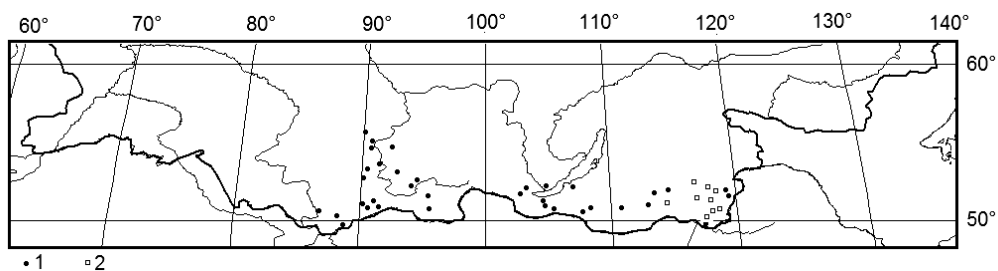


Рис. 4.81. Географическое распространение *Poa botryoides* (1) и *P. pseudodahurica* (2) на территории Сибири

42. *P. buriatica* (Olonova) Olonova, 2010, Бот. журн., 95(6):873; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 554; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 313. – *P. versicolor* subsp. *buriatica* Olonova. 2000, Сист. зам. Герб. Том. ун-та, 91: 7. – **М. бурятский** (рис. 4.39).

Описан из Бурятии. *Typus*: «Бурятия, Байкальский хр., мыс Хибелен, на скалах по бер. оз. Байкал. 17 VII 1981. В.И. Курбатский, О.П. Лишень, М.В. Олонова» (ТК!). Базиним: *P. versicolor* subsp. *buriatica* Olonova. – На прибрежных скалах: *Байк.* – *Эндемик*. Этот вид первоначально был отнесен к агрегату *P. versicolor*, но дальнейшие исследования показали, что он ближе к *P. urssulensis*, вплотную приближаясь к наиболее ксероморфным популяциям этого вида.

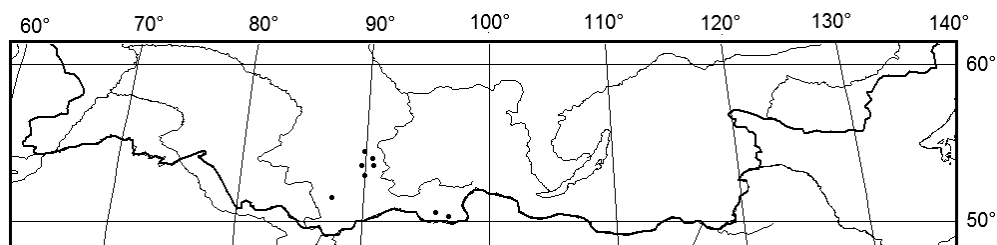
Aggr. *P. mongolica* Rendle, 43.

43. *P. skvortzovii* Proh., 1972, Новости сист. высш. раст., 10:72; Цвелев, 1976, Злаки СССР:471; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:185; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 556; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 313. – *P. pseudonemoralis* Skvortz. 1954, Зап. Харбин. общ. естествоисп. и этногр. 12:148, non Schur, 1866. – **М. Скворцова** (рис. 4.40).



Рис. 4.39. *Poa buriatica*

Рис. 4.40. *Poa skvortzovii*

Рис. 4.82. Географическое распространение *Poa reverdattoi* на территории Сибири

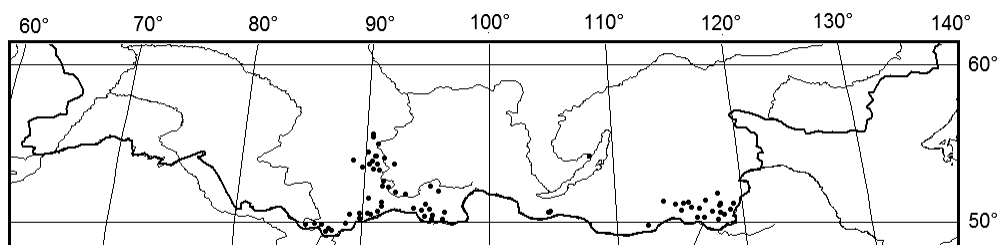
Описан из Манчжурии (Северо-Восточный Китай). *Typus* (Цвелев, 1976: 471): «Manshuria, mt. Takuokui, in silvis montanis. 3 VII 1948. B. Skvortzov» (Т). – В степях, на остепненных каменистых и щебнистых склонах: *Тунг.-Лен., Байк. – Общ. распр.: Монг., Яп.-Кит.*

Aggr. *P. sphondylodes* Trin. ex Bunge, 44.

44. *P. sphondylodes* Trin. ex Bunge, Mem. Sav. etr. Petersb., 1835, 2:145. Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:407. – **М. веретенovidный** (рис. 4.41).

Описан из Китая. *Lectotypus* (Грабовская-Бородина, 2010: 332): «In montosis prope Ssijnissu, leg. Bunge» (LE!). – В дубовых и сосновых лесах, на остепненных лугах и склонах. *Алт.-Енис., Байк., Рос. ДВ. – Общ. распр.: Монг. Яп.-Кит.*

Aggr. *P. versicolor* Besser, 45–51.

Рис. 4.83. Географическое распространение *Poa argunensis* на территории Сибири

45. *P. stepposa* (Krylov) Roshev., 1934, Фл. СССР, 2:401, 754; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:151; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:82; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:85; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:185; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 556; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 313. – *P. attenuata* var. *stepposa* Krylov, 1928, Фл. Зап. Сиб., 2:285. – *P. versicolor* subsp. *stepposa* (Krylov) Tzvelev, 1972, Новости сист. высш. раст., 9:51; 1976, Он же, Злаки СССР:472. – **М. степной** (рис. 4.42).

Описан с Алтая. *Lectotypus* (Цвелев, 1976: 472): «Алтай, в лиственничном лесу между Бортулдагом и Каиром, по берегам ручья. 25 VII 1903. П. Крылов» (LE!). Базиним: *P. attenuata* var. *stepposa* Krylov. – На остепненных каменистых склонах: во всех провинциях Сибири – *Общ. распр.: Вост. Евр., Кавк., Сред. Азия, Рос. ДВ, Джунг.-Каиш., Монг.*

46. *P. botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom., Фл. Камч. 1927, 1:177; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:404; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:101; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:154; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:83; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:86; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:181; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 554; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 311. – *P. serotina* var. *botryoides* Trin. ex Griseb., Fl. Ross. 4(13): 375. 1852. – *P. attenuata* subsp. *botryoides* (Trin. ex Griseb.) Tzvelev, 1976, Злаки СССР:473. – **М. кистевидный (рис. 4.43).**

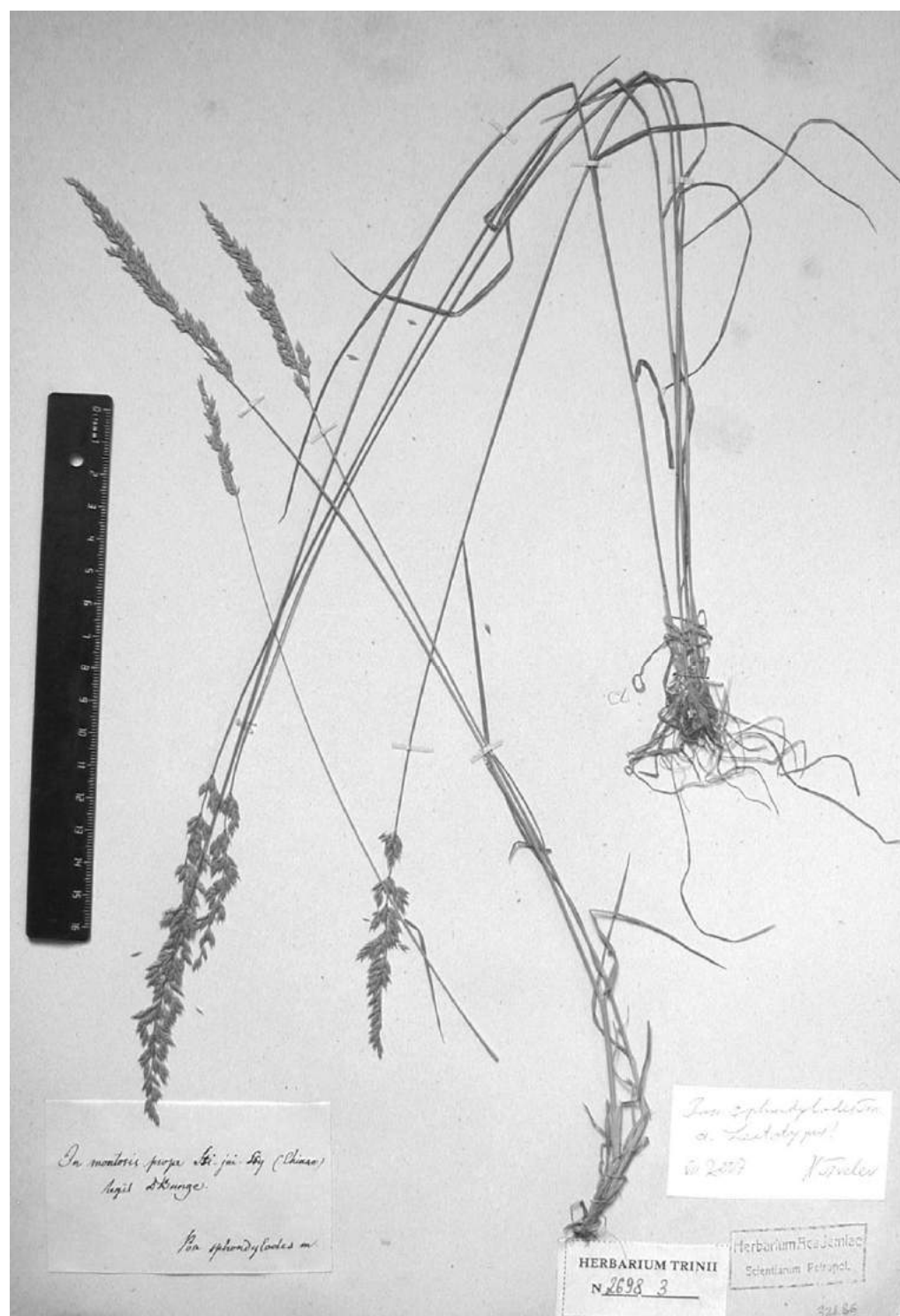
Рис. 4.41. *Poa sphondylodes*



Рис. 4.42. *Poa stepposa*

Рис. 4.43. *Poa botryoides*

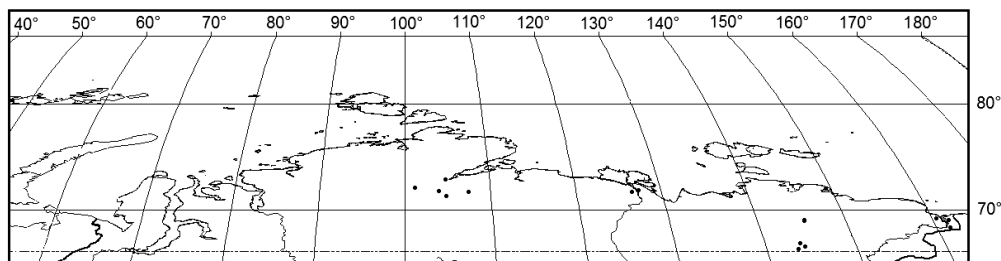


Рис. 4.84. Географическое распространение *Poa filiculmis* на территории Сибири

Описан из Забайкалья. Lectotypus (Цвелев, 1976: 474, «тип»): «In pratis siccis transbaicalensibus. 1829. Turczaninow» (LE!). Базиним: *P. serotina* var. *botryoides* Trin. ex Griseb. – В горно-степном поясе, по сухим склонам: *Аркт.-Гун., Сев.-Вост., Зап.-Сиб, Алт.-Енис., Тунг.-Лен., Байк.* – *Общ. распр.: Рос. ДВ, Монг., Яп.-Кит.*

47. *P. pseudodahurica* (Olonova) Olonova, 2010, Бот. журн., 95(6):874. – *P. botryoides* subsp. *orientalis* Olonova, 2000, Сист. зам. Герб. Том. ун-та, 91: 6; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 556; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 312. – **М. ложнодаурский** (рис. 4.44).

Описан из Забайкалья. Holotypus: «Читинская обл., Сретенский район, между Абрамовым и Чикичем. 5 VII 1934. Л.П. Сергиевская» (ТК!). Базиним: *P. botryoides* subsp. *orientalis* Olonova. – В степях нижнего горного пояса, по сухим склонам: *Байк.* – *Эндемик.*

Первоначально был описан как подвид *P. botryoides*, но в связи с принимаемой здесь монотипической концепцией его, до выяснения истинного родства и происхождения, предлагается рассматривать как мелкий вид, близкий к *P. botryoides*, и принадлежащий вместе с ним к агрегату *P. versicolor*.

48. *P. transbaicalica* Roshev., 1929, Изв. Глав. Бот. сада СССР, 28:382; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:404; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:102; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:84; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:85; Пешкова, 1979, Фл. Центр. Сиб., 1:113; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:185; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 556; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 311. – *P. versicolor* subsp. *stepposa* (Krylov.) Tzvelev., 1972, Новости сист. высш. раст., 9:51; 1976; Он же, Злаки СССР: 472, р.р. – **М. забайкальский** (рис. 4.45).

Описан из Забайкалья. Lectotypus (Цвелев, 2012: 280): «Забайкальская обл., Читинский у., долина Нерчи в 200 верстах выше Нерчинска, 1908, п° 25. В. Зырянов» (LE!). – На остепненных щебнистых склонах: *Тунг.-Лен., Байк.* – *Эндемик.*

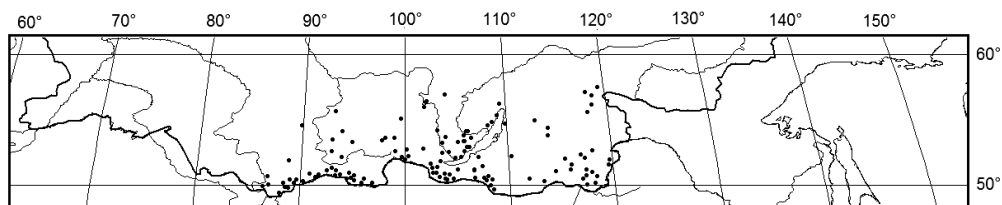


Рис. 4.85. Географическое распространение *Poa attenuata* на территории Сибири

49. *P. reverdattoi* Roshev., 1934, Фл. СССР, 2:407; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:102; Серг., 1961, Фл. Зап. Сиб. 12:3107; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:85; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:184; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 556; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 313. – *P. glauca* subsp. *reverdattoi* (Roshev.) Tzvelev, 1974, Новости сист. высш. раст., 11:32; Он же 1976, Злаки СССР: 476. – **М. Ревердатто** (рис. 4.46).

Рис. 4.44. *Poa pseudodahurica*

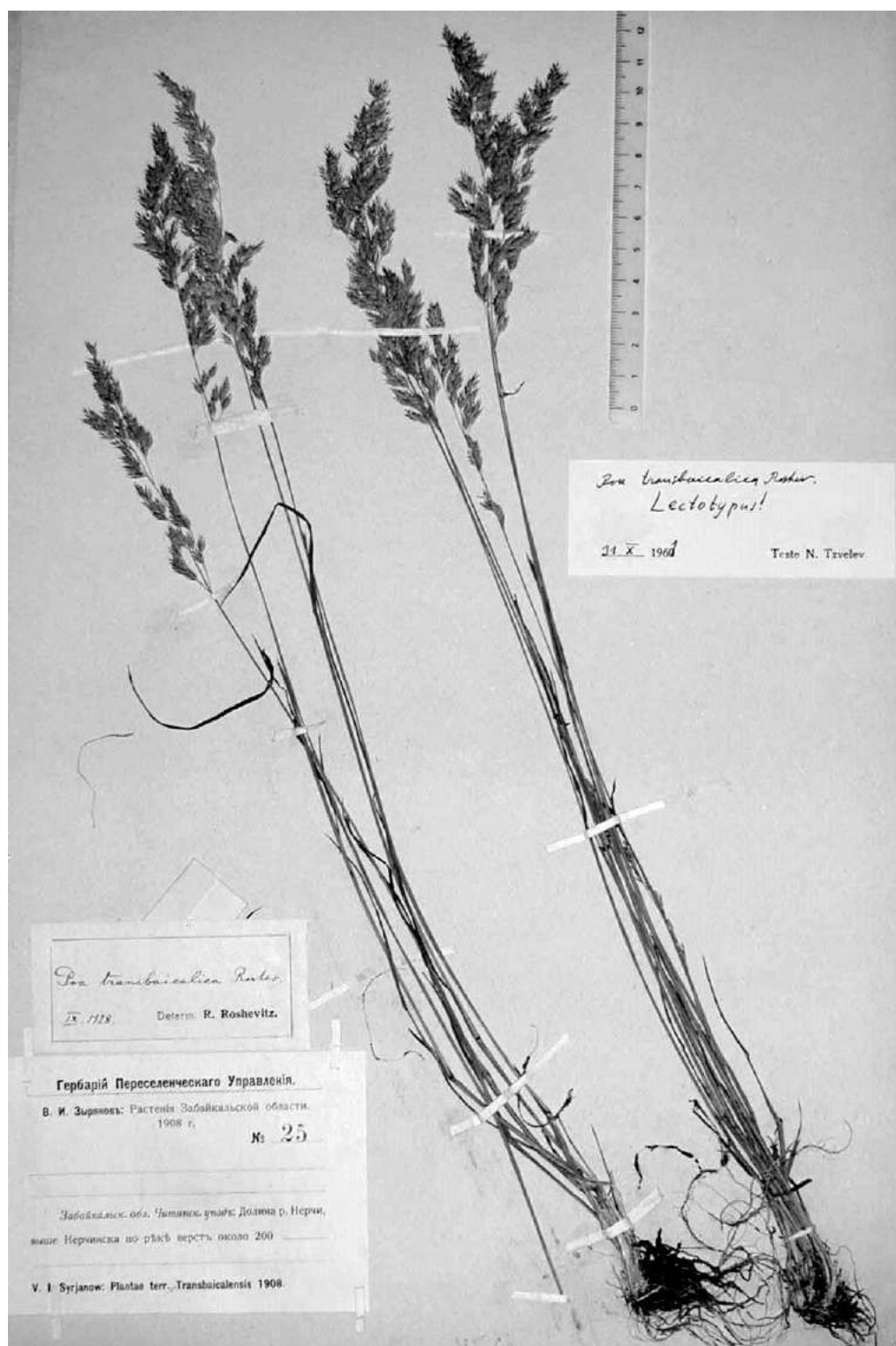


Рис. 4.45. *Poa transbaicalica*

Рис. 4.46. *Poa reverdattoi*

Описан из Хакасии. Holotypus: «Абаканская степь Енисейской губ., скалистые южные склоны между Аскызом и улусом Сагай. 28 VII 1909. В. Титов» (LE!). – На сухих каменистых склонах: *Алт.-Енис.* – *Эндемик*.

50. *P. argunensis* Roshev., 1936, Acta Inst. Bot. Ac. Sc. URSS, ser.1, fasc.2: 98; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:404; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:102; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:85; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:87; Пешкова, 1979, Фл. Центр. Сиб., 1:109; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:180; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 553; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 312. – *P. attenuata* subsp. *argunensis* (Roshev.) Tzvelev, 1974, Новости сист. высш. раст., 11:31; Цвелев, 1976, Злаки СССР:474. – **М. аргунский** (рис. 4.47).

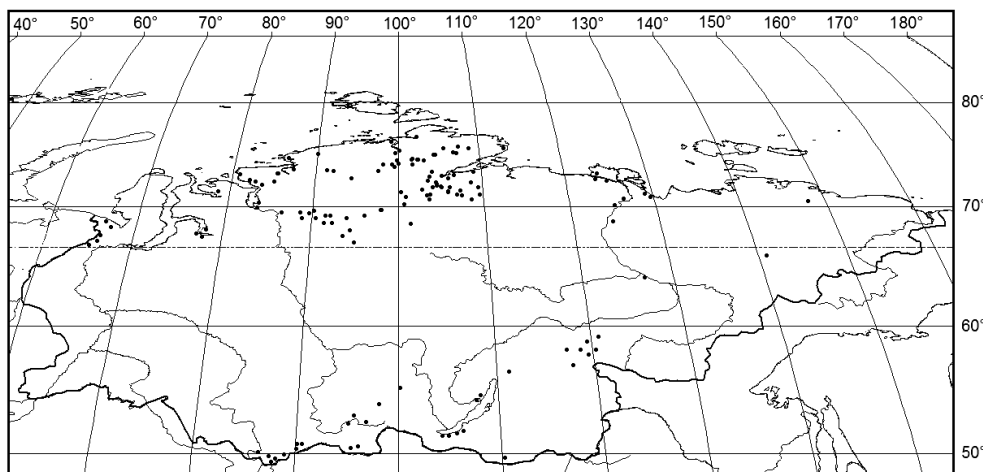


Рис. 4.86. Географическое распространение *Poa glauca* на территории Сибири

Описан из Забайкалья. Lectotypus (Цвелев, 2012: 250): «Долина сухого Урулюнгуя близ оз. Орабудук, по склону невысокой сопки. 9 VII 1930. Шарова и др.» (LE!). – В степях, по остепненным каменистым и щебнистым склонам: *Алт.-Енис.*, *Байк.* – *Общ. распр.: Монг.*

51. *P. ochotensis* Trin., 1881, Mem. Ac. Petersb. 6 (1): 377; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:404. – *P. versicolor* subsp. *ochotensis* (Trin.) Tzvelev., Новости сист. высш. раст., 11:31; 1976, Он же, Злаки СССР:472 Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 555. – **М. охотский**.

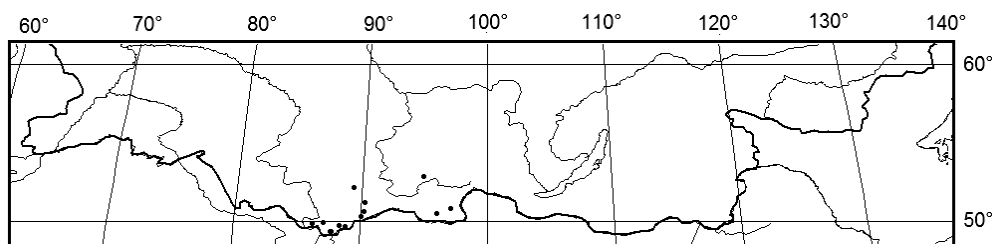


Рис. 4.87. Географическое распространение *Poa litvinoviana* на территории Сибири

Описан из Северо-Восточной Сибири. Holotypus (Цвелев, 1976: 473): «Circa Ochotsk. 1828. Redowsky» (LE!). – На каменистых склонах и скалах, в редколесьях и среди кустарников: *Байк.* – *Общ. распр.: Монг., Яп.-Кит.*

52. *P. filiculmis* Roshev., 1949, Бот. мат. (Ленинград), 11:29; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:153; Цвелев, 1976, Злаки СССР:474; Олонова, 1990, Фл. Сиб., 2:183; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 554; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 312. – **М. нитестебельный** (рис. 4.48).

Описан с Чукотского п-ва. Турпс (Цвелев, 1976: 474): «Долина Анадыря при устье Майны, песчаные отложения. 13 VII 1933. №1160. В. Васильев» (LE!). – На приречных песках и галечниках: *Аркт.-Гин.* (рис. 4.87). – *Общ. распр.: Рос. ДВ.*

Тесно примыкает к агрегату *P. crymophila* Keng, включающему многочисленные популяции, возникшие предположительно в результате гибридизации *P. glauca* s. l. и *P. versicolor* s. l., но, по мнению Н.Н. Цвелева (1976) и Н.С. Пробатовой (1985), в образовании этого гибридогенного вида помимо двух вышеуказанных видов принял участие и *P. arctica*.

Aggr. *P. attenuata* Trin., 53, 54.

53. *P. attenuata* Trin., 1835, Mem. Acad. Imp. Sci. St.-Petersb. Sav. Etrang. 2: 527; Крылов, 1928, Фл. Зап. Сиб., 2:285; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:403; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:82; Пешкова, 1979, Фл. Центр. Сиб., 1:109; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:180; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 553; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 312. – *P. attenuata* subsp. *attenuata* (Trin.) Tzvelev 1976, Злаки СССР:474. – **М. оттянутый** (рис. 4.49).

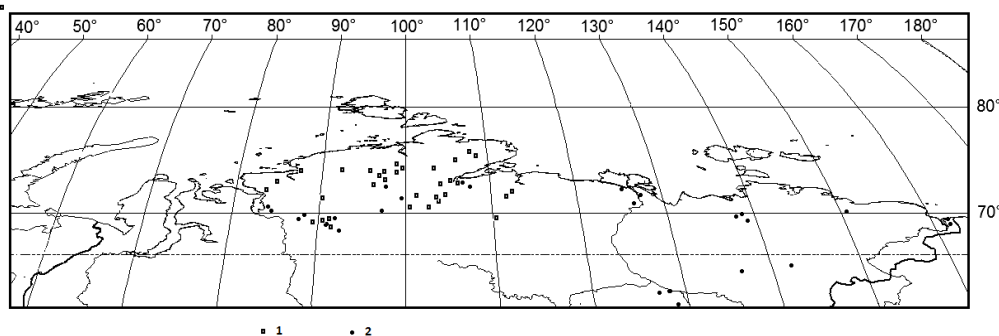


Рис. 4.88. Географическое распространение *Poa bryophila* (1) и *P. anadyrica* (2) на территории Сибири

Описан с Алтая. Турпс (Цвелев, 1976: 474): «Altai, 1833, Bunge» (LE!). – В высокогорных каменистых и щебнистых степях: *Зап.-Сиб., Алт.-Енис., Тунг.-Лен., Байк.* – *Общ. распр.: Сред. Азия, Рос. ДВ, Гим., Джунг.-Кашиг., Монг., Яп.-Кит.*

P. attenuata var. *dahurica* (Trin.) Griseb. ex Krylov, 1914, Фл. Алт.:1655; Крылов, 1928, Фл. Зап. Сиб., 2:285. – *P. dahurica* Trin., 1836, Mem. Acad. Sci. Petersb., ser. 6, 4, 2:64; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:404 (рис. 4.50).

Описан из Забайкалья. Lectotypus (Цвелев, 1976: 456): «In apricis Dahuriae. 1832. Turczaninow». – В степях, по каменистым и щебнистым склонам до верхнего горного пояса, по всему ареалу *P. attenuata*.

54. *P. actruensis* (Olonova) Olonova, 2010, Бот. журн., 95(6): 876; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 554. – *P. attenuata* subsp. *actruensis* Olonova 2000, Сист. зам. Герб. Том. ун-та 91: 7; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.:312. – **М. актрусский** (рис. 4.51).

Описан с Алтая. Турпс: «Алтай, Северо-Чуйский хр., напротив пос. Курай, сухие поляны у верхней границы леса. 20 VII 1980. Н.В. Ревякина» (ТК!). – По сухим лесным полянам у верхней границы леса: *Алт.-Енис.* – *Эндемик.*

Aggr. *P. glauca* Vahl, 55–60.



Рис. 4.47. *Poa argunensis*

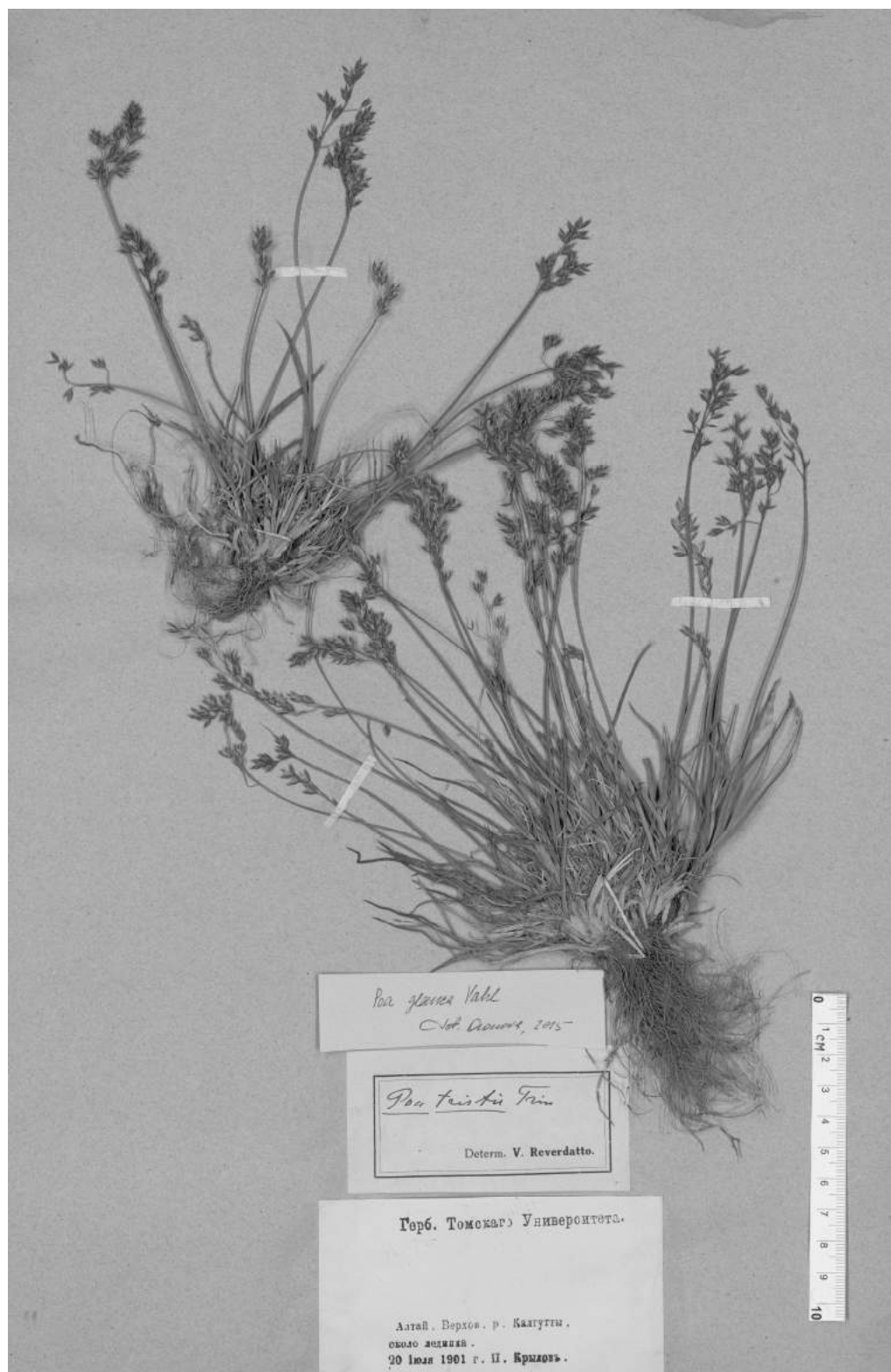
Рис. 4.48. *Poa filiculmis*



Рис. 4.49. *Poa attenuata*



Рис. 4.51. *Poa actruensis*

Рис. 4.52. *Poa glauca*

55. ***P. glauca*** Vahl, 1790, Fl. Dan. Fasc. 17: 3; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:398; Серг., 1961, Фл. Зап. Сиб., 12:3109; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР. 2:154; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:79; Серг., 1969, Фл. Забайк., 2:84; Пешкова, 1979, Фл. Центр. Сиб., 1:109; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:183; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 554. – *P. glauca* subsp. *glauca* (Vahl) Tzvelev, 1976, Злаки СССР:475. – *P. tristis* Trin. 1835, Mem. Sav. Etr. Petersb.:528; Крылов, 1928, Фл. Зап. Сиб., 2:288; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:400; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 313. – *P. altaica* auct. non Trin. Цвелев, 1976, Злаки СССР:475. – *P. evenkiensis* Reverd., 1936, Сист. зам. Герб. Том. ун-та, 8:2; Реверд., 1964, Фл. Красн. кр., 2:88. – *P. turczaninowii* Serg., 1965, Сист. зам. Герб. Том. ун-та, 83:11; 1969, Фл. Заб., 2:89. – **М. сизый** (рис. 4.52).

Описан из Скандинавии. Турп.: «Legi in Alpibus Norvegica Valdres verser Vang» (C!). – В каменистых тундрах и на гольцах, на скалах, склонах и осыпях, приречных песках и галечниках: *все районы Сибири.* – *Общ. распр.: Вост. Евр., Кавк., Сред. Азия, Рос. ДВ, Сканд., Сред. Евр., Гим., Джунг.-Каиш., Монг., Яп.-Кит., Сев.-Амер.*

56. ***P. litvinoviana*** Ovcz., 1933, Изв. Тадж. базы АН СССР, 1, 1:22; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:417; Олонова, 1990, Фл. Сиб., 2:184; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 312. – *P. glauca* subsp. *litvinoviana* (Ovcz.) Tzvelev, 1976, Злаки СССР:476; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 554. – **М. Литвинова** (рис. 4.53).

Описан с Зеравшанского хребта. Турп. (Цвелев, 1976: 476): «Inter rupibus in montibus Zeravshanicis prope glaciem Zeravshanicum. 16 VII 1927. №354. V. Drobov». – По каменистым и щебнистым склонам и тундрам верхнего горного пояса: *Алт.-Енис.* – *Общ. распр.: Сред. Азия, Гим., Джунг.-Каиш., Монг.*

57. ***P. anadyrica*** Roshev., 1946, Бот. мат. Герб. Бот. инст. АН СССР, 9:26; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:157; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 553. – *P. glauca* subsp. *glauca* (Vahl) Tzvelev, 1976, Злаки СССР:475. – **М. анадырский** (рис. 4.54).

Описан с Чукотки. Lectotypus (Цвелев, 1976: 476): «Анадырский край, верхн. течение Анадыря, гора Талижак, каменистый склон уступа. 29 VII 1932. n° 200. Л. Тюлина» (LE!). – По каменистым и щебнистым тундрам: *Аркт.-Гип.* – *Общ. распр.: Рос. ДВ.*

58. ***P. shapshalica*** Olonova, 2000, Сист. зам. Герб. Том. ун-та, 91: 4; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 556; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 313. – **М. шапшальский** (рис. 4. 55).

Описан из Тувы. Holotypus: «Тува, Бай-Тайгинский район, Шапшальский хр., возле перевала Хош-Даба, на скалах. 16 VII 1973. А.С. Ревушкин, В.Ф. Свириденко, М.В. Иванова» (ТК!). – По скальным выходам в субальпийском поясе: *Алт.-Енис., Байк. – Эндемик.*

59. ***P. bryophila*** Trin., 1836, Bull. Sc. Ac. Petersb. 1:69; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:158; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 554. – *P. glauca* subsp. *glauca* (Vahl) Tzvelev, 1976, Злаки СССР:475. – **М. мохолобивый** (рис. 4.56).

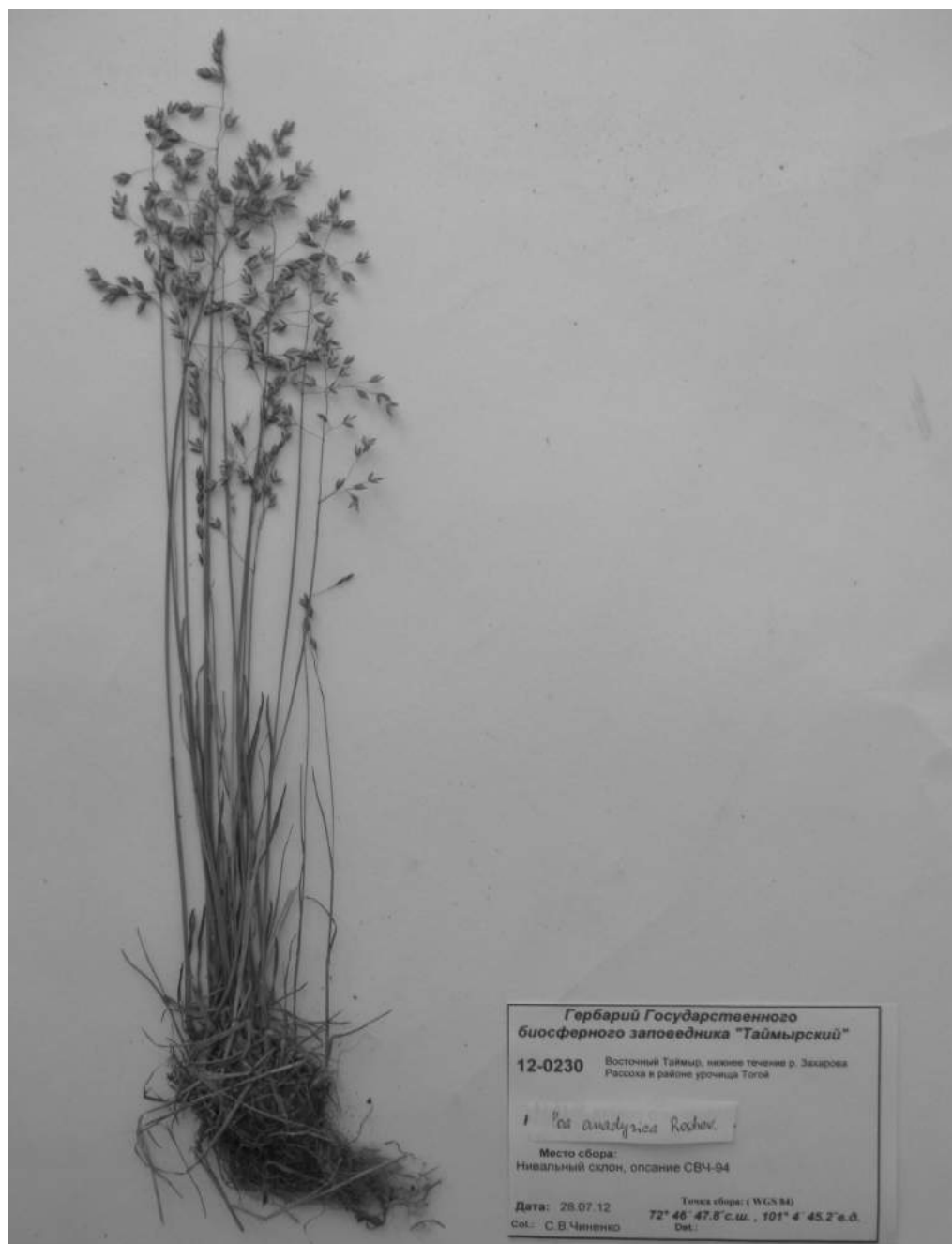
Описан с Чукотского п-ва. Holotypus (Цвелев, 1976: 475): «Sinaewin strasse, leg. Mertens» (LE!). – Скалы, каменистые и щебнистые тундры: *Аркт.-Гип.* – *Общ. распр.: Рос. ДВ*

60. ***P. altaica*** Trin., 1829, in Ledeb. Fl. Alt.1:97; Крылов, 1928, Фл. Зап. Сиб., 2:290; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:398; Реверд., 1964, Фл. Красноярск. кр., 2:79; Цвелев, 1976, Злаки СССР:475; Пешкова, 1979, Фл. Центр. Сиб., 1:108; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:180; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 553; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 312. – **М. алтайский** (рис. 4.57).

Рис. 4.53. *Poa litvinoviana*

Описан с Алтая. Lectotypus (Цвелев, 1976: 475): «Altai [fl.]. Ded. ill. Ledebour. Herbarium Trautvetter» (LE!). — На каменистых и щебнистых склонах и осыпях в верхнем горном поясе; *Алт.-Енис.* — Эндемик.

Aggr. *P. balfouri*. (pro hybr.), 61.

Рис. 4.54. *Poa anadyrica*

61. *P. tanfiljewii* Roshev., 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1-2:96; Цвелев, 1964, Аркт. фл. СССР, 2:149; Цвелев, 1976, Злаки СССР:469; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 556. – **М. Танфильева.**

Описан с северо-востока Европы. Турис (Цвелев, 1976: 469): «Тиманская тундра, берег р. Печоры у Курабаза между Виской и Оксиним. 8.8.1892. Г. Танфильев» (LE!). – На луговинах, каменистых обнажениях, на речном аллювии: *Аркт.-Гип.* – *Общ. распр.*: *Вост. Евр., Рос. ДВ, Сканд.*

Рис. 4.55. *Poa shapshalica*

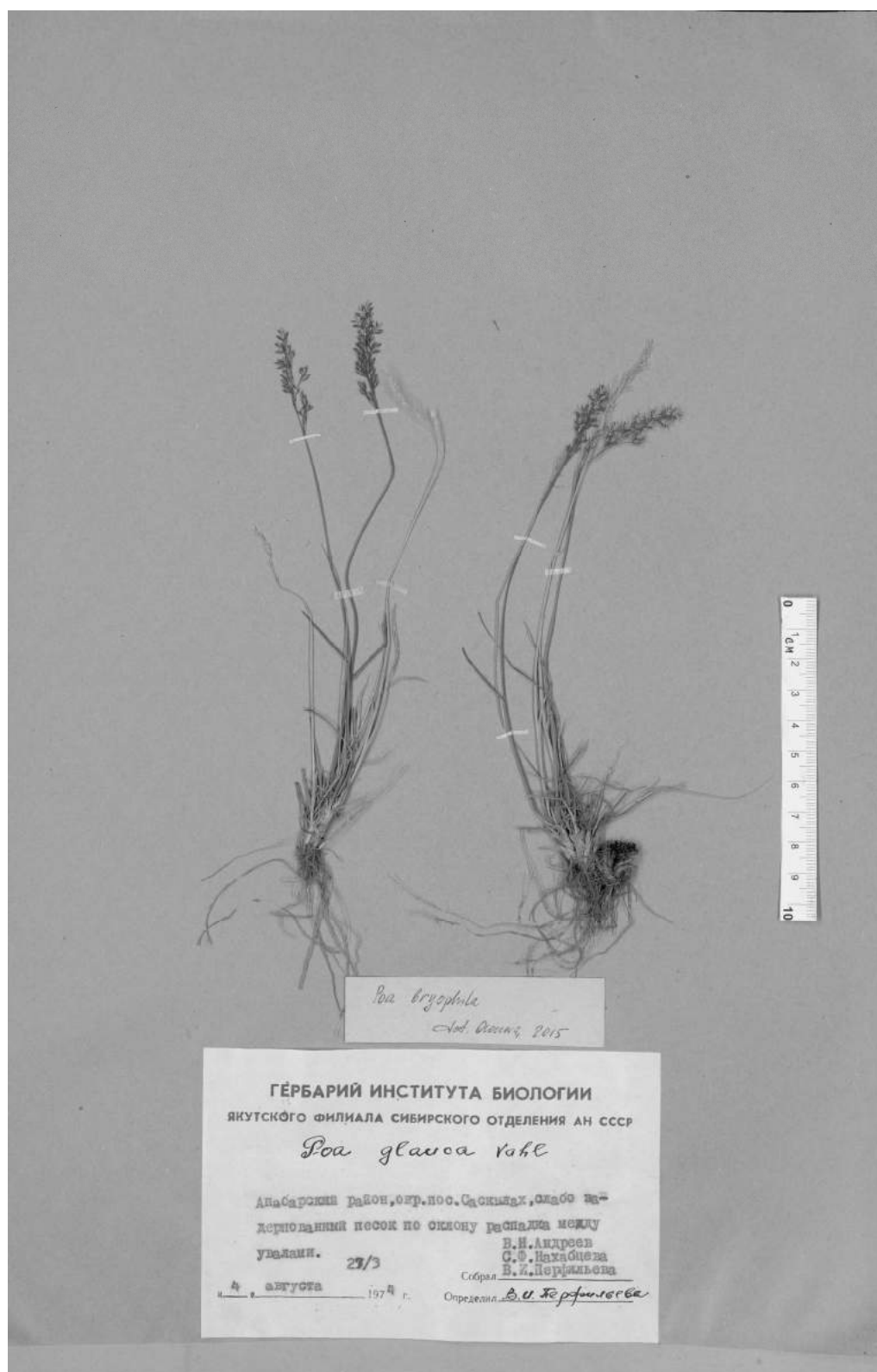
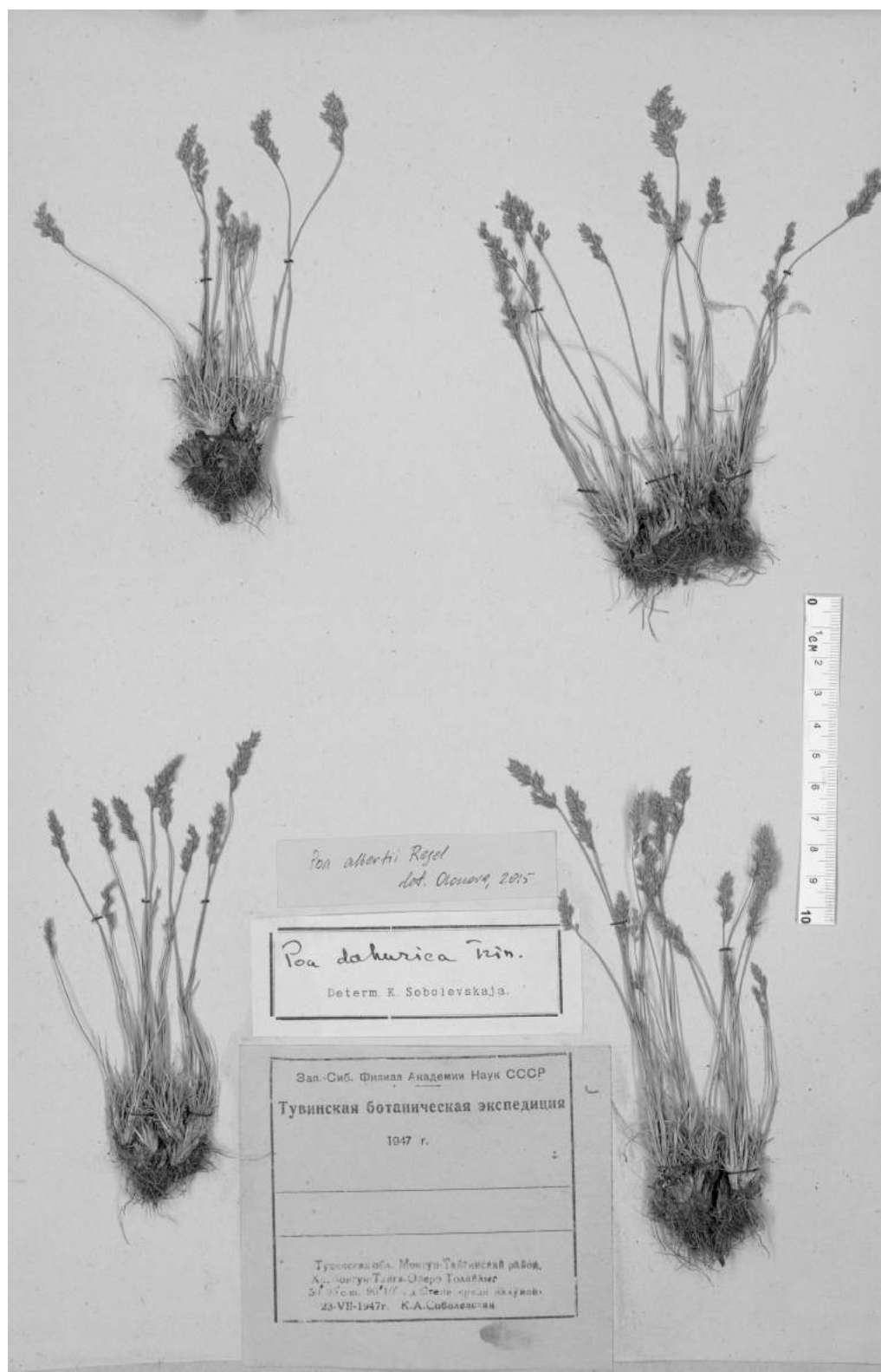


Рис. 4.56. *Poa bryophila*

Рис. 4.57. *Poa altaica*



Рис. 4.58. *Poa pseudoaltaica*

Рис. 4.59. *Poa albertii*

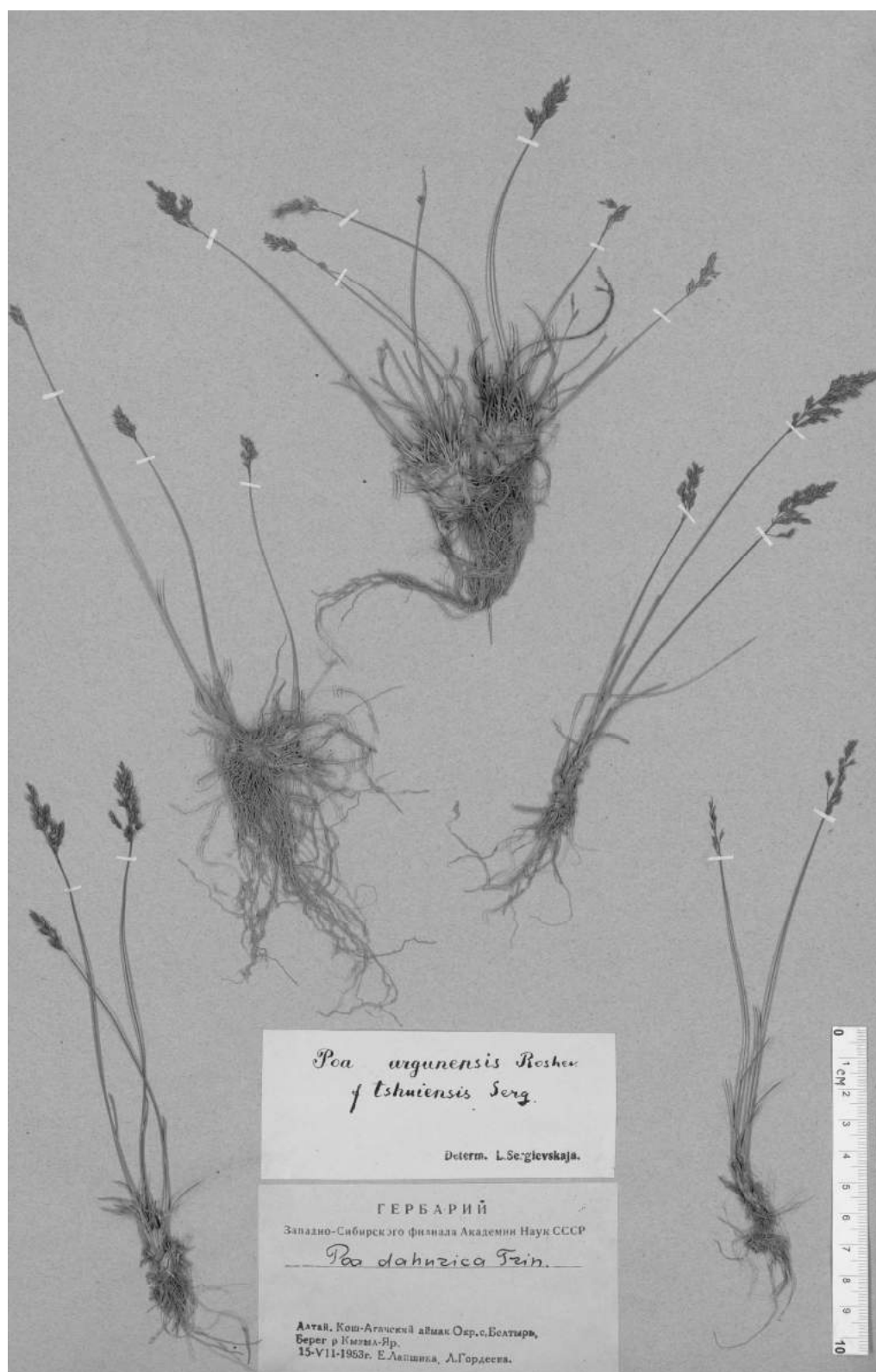


Рис. 4.60. *Poa koelzii*

Рис. 4.61. *Poa compressa*

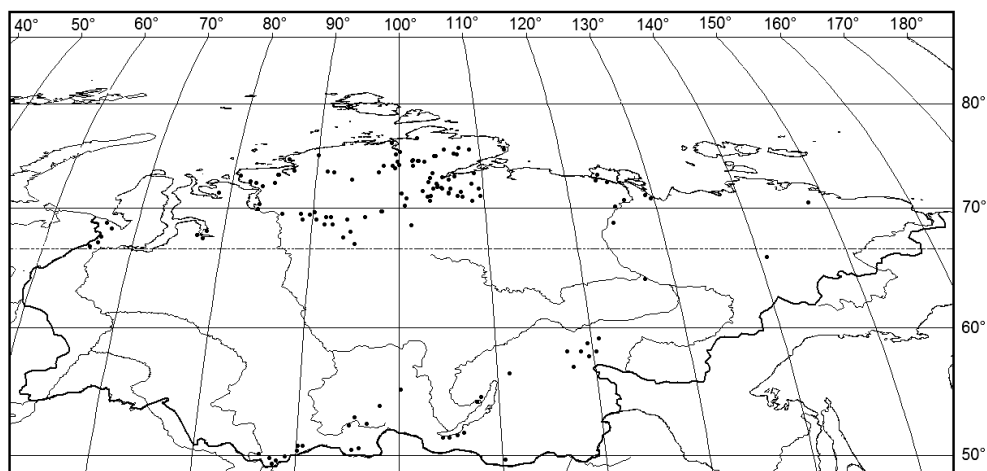


Рис. 4.89. Географическое распространение *Poa glauca* на территории Сибири

Aggr. *P. crymaphyla* Keng (pro hybr.), 62.

62. *P. pseudoaltaica* (Olonova) Olonova, 2010, Бот. журн., 95(6):875; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 555. – *P. araratica* Trautv. subsp. *pseudoaltaica* Olonova, 2006, Сист. зам. Герб. Том. ун-та, 97: 7. – **М. ложноалтайский (рис. 4.58).**

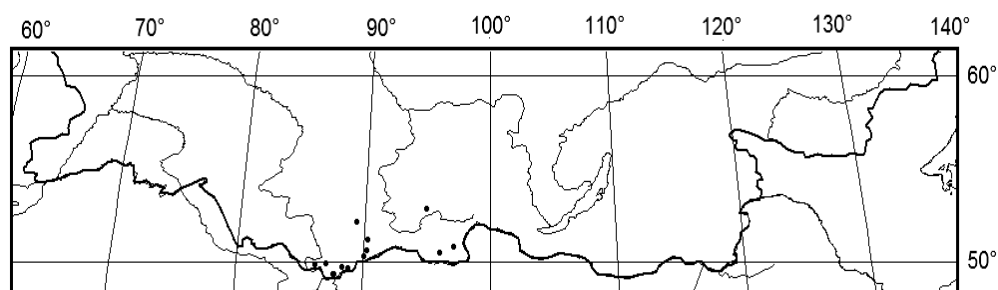


Рис. 4.90. Географическое распространение *Poa litvinoviana* на территории Сибири

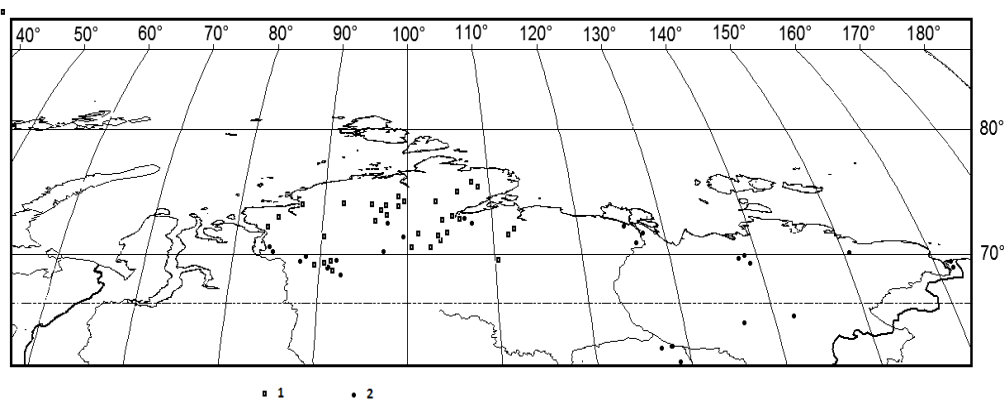


Рис. 4.91. Географическое распространение *Poa bryophila* (1)
и *P. anadyrica* (2) на территории Сибири

Описан с Алтая. Holotypus: «...Бийск. у. Верховье р. Чюош (прит. Уймоны), субальпийские луга около камней. 24 XI 1911. Б. Шишкин и П. Крылов» (ТК!). – На остепненных, каменистых и закустаренных склонах и скалах в подгольцовом поясе: *Алт.-Енис.* – *Эндемик*.

Aggr. *P. albertii* Regel (pro hybr.), 63, 64.

63. *P. albertii* Regel, 1881, Acta Horti Petrop. 7: 611; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 553. – *P. attenuata* subsp. *attenuata* auct non Trin., Цвелев, 1976, Злаки СССР:474, р.р. – **М. Альберга** (рис. 4.59).

Описан из Казахстана (Джунгарский Алатау). Lectotypus (Цвелев, 1976: 474): «Dschungarischer Alatau, 7000-8000 f. Aug 1878. A. Regel» (LE!). – В высокогорных каменистых и щебнистых степях: *Алт.-Енис.*, *Тунг.-Лен.*, *Байк.* – *Общ. распр.: Сред. Азия, Гим., Джунг.-Кашг., Монг., Яп.-Кит.*

64. *P. koelzii* Bor, 1948, Kew Bull. (1): 139; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 555. – *P. argunensis* Roshev.var. *tshuensis* Serg. 1961, Фл. Зап. Сиб., 12: 3107. – *P. attenuata* var. *tshuensis* (Serg) Tzvelev, Злаки СССР:474. – *P. rangkulensis* Ovcz. et Czuk., 1956, Изв. отд. естеств. наук АН Тадж. ССР, 17:41; Цвелев, 1976, Злаки СССР:476; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 313. – **М. Кёльца** (рис. 4.60).

Описан из Гималаев. Typus: «Tzakhum Tso, Ladak, Kashmir, in dry sand plain, alt. 15,000 ft. № 2385. July 20, 1931. Walter Koelz» (K!). – На каменистых и щебнистых склонах и в степях верхнего горного пояса: *Алт.-Енис.* – *Общ. распр.: Сред. Азия, Гим., Джунг.-Кашг.*

Sect. ***Tichopoa*** (Asch. et Graebn.) Maire, 1955, Fl. Afr. Nord., 3:95.

Дерновинные растения с ползучими ветвящимися корневищами. Стебли в сечении сильно сплюснуты, особенно в нижней части.

Typus: *P. compressa* L.

65. *P. compressa* L., 1753, Sp. Pl.:69; Крылов, 1928, Фл. Зап. Сиб., 2:294; Рожев., 1934, во Фл. СССР, 2:408; Попов, 1957, Фл. Сред. Сиб., 1:103; Цвелев, 1976, Злаки СССР:448; Олонова, 1990, во Фл. Сиб., 2:186; Олонова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 557; Власова, 2005, в Консп. фл. Сиб.: 312. – **М. сплюснутый** (рис. 4.61).

Описан из Европы и Северной Америки. Lectotypus (Soreng in Cafferty et al., 2000: 255): (LINN-87.41). – Обочины дорог, каменистые откосы, насыпи: *к востоку от Урала встречается только как заносное.* – *Общ. распр.: Вост. Евр., Кавк., Сканд., Атл. и Сред. Евр., Сев.-Амер.*

4.3. Ключ для определения сибирских мятликов

1. Влагища замкнуты на 2/3 и более2
 - Влагища замкнуты менее чем на 2/3.....5
2. Нижние цветковые чешуи совершенно голые. Влагища и стебли в нижней части цилиндрические или лишь слегка сплюснуты**Aggr. *P. sibirica* ...3**
 - Нижние цветковые чешуи по килю и краевым жилкам опушены, иногда очень мелкими волосками. Каллус нередко с пучком длинных волосков4
3. Мощные растения преимущественно лесного пояса. Листовые пластинки 2–4 мм шир., стебли в нижних узлах 2–4 мм толщ.7. ***P. insignis* Litv. ex Roshev.**
 - Растения преимущественно лесного пояса. Листовые пластинки 1.5–4 мм шир., стебли в нижних узлах 1–2 мм толщ.6. ***P. sibirica* Roshev.**

4. Влагалища замкнуты на 2/3–4/5. Стебли и листовые влагалища в нижней части сильно сплюснутые, почти обоюдоострые. Высокие, 60–120 см, растения заболоченных лесов и их полян.....5. *P. remota* Forselles
- Влагалища замкнуты на 2/3–3/4 дл. Стебли и листовые влагалища цилиндрические или слегка сжатые. Растения 20–90 см, альпийского и субальпийского пояса.....9. *P. irtutica* Roshev.
5. Влагалища замкнуты более чем на 1/4.....6
- Влагалища замкнуты менее чем на 1/4.....36
6. Основания стеблей луковичеобразно утолщены.....2. *P. bulbosa* L.
- Основания стеблей не утолщены луковичеобразно7
7. Каллус нижних цветковых чешуй голый.....8
- Каллус нижних цветковых чешуй с пучком длинных извилистых волосков, иногда незначительным.....10
8. Нижние цветковые чешуи обычно пестроокрашенные и хорошо опушены между жилками. Растение верхнего горного пояса1. *P. alpina* L.
- Нижние цветковые чешуи обычно зеленые, опушены только по килю и жилкам. Растения равнин и нижнего горного пояса, встречающиеся в высокогорьях только вдоль троп9
9. Пыльники не более 1 мм дл.4. *P. annua* L.
- Пыльники более 1 мм дл.3. *P. supina* Schrad.
10. Пыльники 0.6–0.8 мм дл. Растения 5–25 см выс.33. *P. paucispicula* Scribn. et Merr.
- Пыльники 1 и более мм дл.11
11. Колосковые чешуи существенно различаются по ширине, одна – с тремя жилками, другая – только с одной. Кили верхних цветковых чешуй с очень мелкими бугорковидными шипиками. Язычки верхних листьев длинные (3–5 мм), заостренные.....34. *P. trivialis* L.
- Обе колосковые чешуи с тремя жилками. Кили верхних цветковых чешуй с хорошо заметными шипиками. Язычки верхних листьев не превышают 3.5 мм.....12
12. Верхние цветковые чешуи, а чаще всего и нижние, опушены между киями (жилками). Арктовысокогорные растения.....13
- И верхние, и нижние цветковые чешуи опушены только по киям и жилкам. Растения равнин и гор.....19
13. Колоски 4–6 мм дл. Арктические и субарктические растения.....14
- Колоски 6–8 мм дл. Арктические и арктовысокогорные растения.....16
14. Растения с длинными тонкими ползучими побегами.....14. *P. arctica* R. Br.
- Растения, образующие дерновинки с небольшим числом побегов или без них15
15. Метелка густая, сжатая, с вивипарными колосками; дерновинка рыхлая.....15. *P. lindebergii* Tzvelev
- Метелка раскидистая, вивипарные колоски отсутствуют; дерновинка густая.....30. *P. tolmatchevii* Roshev.
16. Нижние цветковые чешуи в верхней части (кроме перепончатой каймы) покрыты довольно длинными шипиками. Арктические растения..... 10. *P. lanata* Schribn. et Merr.
- Нижние цветковые чешуи в верхней части покрыты очень мелкими шипиками. Высокогорные растения Южной Сибири.....Aggr. *P. smirnovii* Reverd. ...17

17. Побег одиночные или в числе 2–3. Растения высокогорий Алтая и Западной Тувы.....12. *P. mariae* Reverd.
 – Побег обычно собраны в рыхлую дерновинку.....18
18. Колоски не бывают пролиферированными, нижние цветковые чешуи обычно опушены между жилками.....11. *P. smirnovii* Reverd.
 – Колоски пролиферированные, нижние цветковые чешуи между жилками голые.....13. *P. polozhia* Revjakina
19. Влагалища замкнуты на 1/2–3/4. Растения верхнего горного пояса.....8. *P. vereschaginii* Tzvelev
 – Влагалища замкнуты менее чем на 1/2.....*Aggr. P. pratensis*20
20. Растения с жесткими серовато-зелеными листовыми пластинками.....21
 – Растения с более или менее мягкими зелеными или голубыми от воскового налета листовыми пластинками.....23
21. Листовые пластинки побегов возобновления относительно широкие, плоские, 2–4 мм шир., немного мясистые, часто вдоль сложенные, дуговидно изогнутые.....27. *P. tianschanica* (Regel) Hackel ex O. Fedtsch.
 – Листовые пластинки побегов возобновления узкие, до 1 мм в диаметре, щетиновидные,22
22. Побег возобновления собраны в густые пучки, одетые общим чехлом из влагалищ отмерших листьев23. *P. angustifolia* L.
 – Побег возобновления одиночные. Растения перевеваемых песков по берегам р. Лены16a. *P. pratensis* subsp. *skrjabinii* Tzvelev
23. Арктические, субарктические или высокогорные растения. Веточки метелки преимущественно гладкие24
 – Растения среднего и нижнего горных поясов или равнин. Веточки метелки преимущественно шероховатые от коротких шипиков.....29
24. Растения 7–15 см выс., с широкой пирамидальной метелкой.....8. *P. kuraica* Olonova
 – Растения 20–80 см выс., с узкой яйцевидной метелкой.....25
25. Нижняя цветковая чешуя опушена только по краевым жилкам и килям24. *P. alpigena* Lindm. s. l. 26
 – Нижняя цветковая чешуя опушена по промежуточным жилкам.27
26. Метелка не содержит пролиферированных (вивипарных) колосков24. *P. alpigena* subsp. *alpigena*
 – Метелка содержит пролиферированные колоски сложенные, часто в 2 и более раз короче влагалища.....49
26. Метелка не содержит пролиферированных (вивипарных) колосков24. *P. alpigena* subsp. *alpigena*
 – Метелка содержит пролиферированные колоски
24a. *P. alpigena* subsp. *colpodea* Yurtsev et Petrov.
27. Нижние цветковые чешуи умеренно опушенные. Растения высокогорий Тувы.....*P. sobolevskiana* Gudosh.
 – Нижние цветковые чешуи обильно опушены длинными волосками, пучок волосков на каллусе очень длинный и густой. Арктические и субарктические растения26. *P. sublanata* Reverd. s. l. 28
28. Колоски не бывают пролиферированными.....26. *P. sublanata*. subsp. *sublanata*

- Метелка содержит вивипарные колоски.....26а....***P. sublanata*** subsp. ***vivipara*** (Tzvelev) Olonova
- 29. Листовые пластинки побегов возобновления длинные, узкие, до 1.2 мм шир.....30
 - Листовые пластинки побегов возобновления 1.2–6 мм шир.....32
- 30. Колоски 2–3 мм дл., аллювиальный вид.....29. ***P. sabulosa*** Turcz.
 - Колоски 3–5 мм дл.....31
- 31. Растения торфяных болот.....17. ***P. turfosa*** Litv.
 - Лесные растения19. ***P. sergievskajae*** Prob.
- 32. Преимущественно луговые и аллювиальные растения.....33
 - Преимущественно лесные растения.....34
- 33. Аллювиальные растения, голубые от воскового налета18. ***P. pruinosa*** Korotky
 - Луговые растения без воскового налета или с незначительным налетом.....16. ***P. pratensis*** L.
- 34. Стебли с 2–3 узлами, веточки нижних ярусов метелки с 3–10 колосками, колоски 3.5–6 мм дл.....21. ***P. raduliformis*** Prob.
 - Стебли с 3–5 узлами, веточки нижних ярусов метелки с многочисленными колосками, колоски 5–8 мм дл.....35
- 35. Эндемик Западного Саяна22. ***P. krasnoborovii*** Stepanov
 - Вид Восточной Сибири.....20. ***P. urjanchaicas*** Roshev.
- 36(5). Пыльники 0.4–1 мм дл. Главным образом арктические и субарктические растения.....37
 - Пыльники свыше 1 мм дл.....38
- 37. Метелки густые, сжатые, 0.5–2.5 см дл., нижние цветковые чешуи между жилками обычно опушенные, реже голые32. ***P. abbreviata*** R. Br.
 - Метелки раскидистые, 2–5 см дл., нижние цветковые чешуи между жилками голые.....31. ***P. pseudoabbreviata*** Roshev.
- 38. Корневищные растения, стебли сильно сплюснутые по всей длине.....65. ***P. compressa*** L.
 - Дерновинные растения с цилиндрическими стеблями.....39
- 39. Растения высотой (25)30–100 см, верхний узел обычно открыт40
 - Растения до 25(40) см, обыкновенно альпийского или субальпийского пояса (если степные – см. 52 – **Aggr. *P. versicolor*** Besser); верхний узел обычно в нижней части стебля и скрыт влагалищем второго листа.....60
- 40. Мезоморфные растения; верхний узел в верхней половине стебля (редко – немного ниже), листовые пластинки мягкие, плоские, (1)2–4(5) мм шир., длиннее влагалища; метелка раскрытая, с длинными веточками, достигающими половины длины метелки.41
 - Более или менее ксероморфные растения; верхний узел в нижней половине стебля, листовые пластинки от сравнительно мягких, при высыхании завядающих, до жестких, щетиновидных, равные влагалищу или немного короче его.....45
- 41. Язычок верхних листьев 2–3 мм дл. Каллус нижней цветковой чешуи с пучком длинных волосков.....38. ***P. palustris*** L.
 - Язычок верхних листьев 0.2–1.5(2) мм дл.42
- 42. Ось колоска голая.....39. ***P. intricata*** Wein

- Ось колоска опушена..... **Aggr. *P. nemoralis***43
43. Язычок 0.5–1 мм36. ***P. orientalis*** L.
- Язычок короче 0.5 мм дл44
44. Колоски 3–5 мм дл.35. ***P. nemoralis*** L.
- Колоски (5)6–7.5 мм дл.....37. ***P. subpolaris*** Kuvaev
45. Верхний узел между половиной и нижней третью стебля (ближе к нижней трети, реже – в верхней части нижней трети), листовые пластинки относительно мягкие, почти равные влагалищу. Метелки с довольно длинными, в 2.5–3 раза короче метелки направленными вверх веточками.....46
- Верхний узел в нижней трети стебля, листовые пластинки жесткие, вдоль сложенные, часто в 2 и более раз короче влагалища.....49
46. Язычок 1.5–2(3) мм дл..... **Aggr. *P. urssulensis*** Trin. ...47
- Язычок до 1.5 мм дл.48
47. Каллус нижней цветковой чешуи голый.....41. ***P. krylovii*** Reverd.
- Каллус нижней цветковой чешуи с пучком длинных извилистых волосков.....42. ***P. buriatica*** Olonova
48. Каллус нижних цветковых чешуй с пучком длинных извилистых волосков. Растения главным образом Южной Сибири.....40. ***P. urssulensis*** Trin.
- Каллус нижних цветковых чешуй голый или с очень небольшим числом волосков, растения приполярных территорий.....61. ***P. tanfiljewii*** Roshev.
49. Альпийские или субальпийские растения, часто с немногочисленными, рассеянными колосками **Aggr. *P. crymophila***62. ***P. pseudoaltaica*** Olonova
- Равнинные или горные растения, не заходящие в верхний горный пояс.....50
50. Язычок короче 1(1.2) мм51
- Язычок длиннее 1(1.2) мм.....52
51. Нижние цветковые чешуи между жилками голые. Растения Восточной Сибири **Aggr. *P. mongolica*** Rendle43. ***P. skvortzovii*** Prob.
- Нижние цветковые чешуи между жилками опушенные. Растения Алтая и Хакасии. **Aggr. *P. versicolor*** Besser49. ***P. reverdattoi*** Roshev.
52. Язычок (3)3.5–8 мм дл. Длина самой короткой веточки нижнего яруса 1–2 мм, не превышает длину колоска.....44. ***P. sphondylodes*** Trin.
- Язычок короче 3.5 мм..... **Aggr. *P. versicolor*** Besser.....53
53. Метелка более или менее широкая, особенно во время цветения, (1.5)2–8(12) см шир., с веточками, достигающими 1/3 ее длины.....54
- Метелка узкая, сжатая, колосовидная, до 1.5 см шир., с короткими веточками, не превышающими 1.5 (2) см и обычно не достигающими 1/3 ее длины..... 56
54. Язычок 2.5–3 мм дл., стебли под метелкой почти гладкие. Растения Восточной Сибири.....51. ***P. ochotensis*** Trin.
- Язычок обыкновенно до 2 (2.5) мм дл., стебли под метелкой шероховатые. Растения, распространенные по всей Южной Сибири.....55
55. Листья узкие, свернутые, колоски 2.5–5 мм дл., 3–5-цветковые. Каллус с небольшим пучком волосков.....45. ***P. stepposa*** (Krylov) Roshev.
- Листья большей частью плоские, до 2 мм шир., колоски 6–7 мм дл., 5–8-цветковые. Каллус почти голый.....48. ***P. transbaicalica*** Roshev.
56. Нижние цветковые чешуи между жилками голые.....57
- Нижние цветковые чешуи между жилками опушенные.....58

57. Каллус нижней цветковой чешуи с пучком длинных извилистых волосков.....46. *P. botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom.
– Каллус нижней цветковой чешуи голый.....47. *P. pseudodahurica* Olonova
58. Каллус нижней цветковой чешуи голый.....49. *P. reverdattoi* (см. п. 34)
– Каллус нижней цветковой чешуи с пучком длинных извилистых волосков....59
59. Ось колоска голая. Растения Южной Сибири.....50. *P. argunensis* Roshev.
– Ось колоска опушенная, растения Северо-Восточной Сибири и Дальнего Востока.....52. *P. filiculmis* Roshev.
- 60(39). Растения 20–30 (45) см, субальпийские (или заходящие в альпийский пояс). Колоски 3–5 (7) мм, листовые пластинки серовато-зеленые, жестковатые.....*Aggr. P. crymophila*
.....62. *P. pseudoaltaica* (см. п. 49)
– Растения 5–15(–25) см, альпийские (если выше, то колоски 5–8 мм, листовые пластинки зеленые, мягкие).....61
61. Метелки от удлинённых до почти пирамидальных, наиболее длинные веточки 1.5–2 см, колоски от слабо скученных до рассеянных, (3.8–)4–6(8) мм; верхние междоузлия нередко до 1.5–2 мм толщ.; листовые пластинки относительно тонкие, со временем увядающие, вдоль сложенные или плоские; растения серовато-зеленые, колоски и вегетативные части побега нередко темноокрашенные*Aggr. P. glauca* Vahl...62
– Метелки от густых яйцевидных до колосовидных, с прижатыми веточками, наиболее длинные из них не превышают 1(–1.5) см; колоски 3–4(–5) мм дл., скученные на веточках, верхние междоузлия относительно тонкие, не более 1 мм в диаметре; листовые пластинки со временем делаются жесткими, узкими, свернутыми или скрученными, растения с серовато-соломенным оттенком, цветковые чешуи иногда с розовой полоской..... 67
62. Растения 10–20(25) см выс., метелка рыхлая, овальная, с длинными веточками и рассеянными крупными колосками 5–7(8) мм. Листья зеленые, мягкие, достигающие соцветия.....63
– Растения (5)8–15 см выс., метелки от узких, сжатых, до пирамидальных, особенно во время цветения, нередко темноокрашенные. Листья серовато-зеленые или темноокрашенные, жесткие, чаще вдоль сложенные, не достигающие соцветия64
63. Веточки метелки извилистые, достигающие половины ее длины. Каллус нижней цветковой чешуи обыкновенно голый, реже со слабо выраженным пучком длинных извилистых волосков58. *P. shapshalica* Olonova
– Веточки метелки прямые, достигающие 1/3 ее длины. Каллус нижней цветковой чешуи обыкновенно с пучком длинных извилистых волосков...60. *P. altaica* Trin.
64. Каллус нижней цветковой чешуи голый 65
– Каллус нижней цветковой чешуи с пучком длинных извилистых волосков66
65. Растения высокогорий Южной Сибири.....56. *P. litwiniviana* Ovcz.
– Арктические и субарктические растения57. *P. anadyrica* Roshev.
66. Нижние цветковые чешуи между жилками голые55. *P. glauca* Vahl
– Нижние цветковые чешуи между жилками опушенные. Арктические и субарктические растения59. *P. bryophila* Trin.
67. Плотнo-дерновинные растения, побеги чаще интравагинальные, листовые пластинки свернутые или скрученные, 0.5–1 мм шир.*Aggr. P. attenuata* Trin.
..... 68

– Растения с умеренно-плотной дерновиной, побеги обычно экстравагинальные, листовые пластинки вдоль сложенные, 1–1.5 мм шир., сравнительно мягкие.....**Aggr. *P. albertii* Regel**69

68. Листья относительно тонкие, при высыхании завядающие ...54. ***P. actruensis* Olonova**

– Листья жесткие, при высыхании проволоковидные.....53. ***P. attenuata* subsp. *attenuata* Trin.**

69. Нижние цветковые чешуи между жилками голые. Каллус обыкновенно также голый или со слабо выраженным пучком длинных извилистых волосков.....63..***P. albertii* Regel**

– Нижние цветковые чешуи между жилками опушенные.....64. ***P. koelzii* Bor**

Глава 5

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СИБИРСКОЙ ГРУППЫ МЯТЛИКОВ

Род *Poa* является одним из наиболее крупных родов злаков, насчитывающим в настоящее время, по разным оценкам, до 500 видов, приуроченных главным образом к районам с холодным и умеренным климатом (Claiton, Renwoize, 1986). К примеру, для территории бывшего СССР Н.Н. Цвелев (1976а) приводит 118 видов и подвидов подрода *Poa*, для Китая приводится 81 политипический вид (Zhu et al., 2006), для Европы – 51 политипический вид (Edmondson, 1980), для Гималаев – 52 (Rajbhandari, 1991), для США и Канады – 87 (Soreng, 2007).

На территории Сибири род мятлик представлен 65 видами (с подвидами, также включенными в анализ, – 69), которые укладываются в 14 секций. Наибольшее число видов относится к секциям *Stenopoa* (41%) и *Poa* (25%), 8% приходится на *Cenisia*, остальные секции в Сибири представлены незначительно, включая от 1 до 3% видов (рис. 5.1).

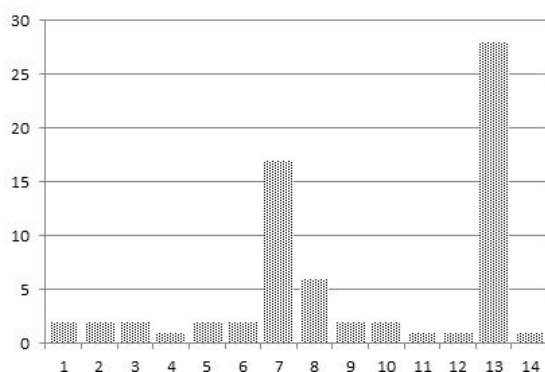


Рис. 5.1. Распределение сибирских видов мятликов по секциям (ось абсцисс – номер секций, ось ординат – число видов):

1 – *Alpinae*; 2 – *Arenariae*; 3 – *Micrantherae*; 4 – *Homalopoa*; 5 – *Macropoa*; 6 – *Nivicolae*; 7 – *Poa*; 8 – *Cenisia*; 9 – *Poastena*; 10 – *Abbreviatae*; 11 – *Oreinos*; 12 – *Pandemos*; 13 – *Stenopoa*; 14 – *Tichopoa*

Изучение распространения видов является основой для выявления филогенетических связей (Попов, 1963). Особенности распространения растений, очертания их ареалов определяются не только условиями современного существования, но и всей длительной историей развития и расселения, поэтому эколого-географический анализ крупных родов имеет большое значение как для познания филогенеза, так и для изучения генезиса флоры в целом. Существует множество классификаций ареалов, построенных как и чисто по географическому принципу, и с учетом генезиса и возраста анализируемых видов. Достаточно полный анализ и обобщение этих классификаций сделаны в работах М.А. Альбицкой (1946), А.В. Куминовой (1960), А.В. Положий (1965а), Л.И. Малышева (1965а, б), И.М. Красноборова (1976), Р.В. Камелина (1973, 1998) и др. При анализе ареалов сибирских мятликов за основу

была принята классификация типов ареалов, построенная по географическому принципу, предложенная А.В. Положий (1965а).

Хорологический анализ сибирской группы мятликов позволил выделить 5 типов ареалов – семикосмополитные, т.е. встречающиеся во всех частях света, за исключением Антарктиды, голарктические, евразийские, азиатские и североамерикано-азиатские (рис. 5.2). Сразу следует подчеркнуть, что все сибирские мятлики, попавшие в последнюю группу, на азиатском континенте не выходят за пределы его северо-восточной оконечности. Но поскольку эти территории, согласно современному районированию, относятся к Сибири и Дальнему Востоку, группу неправомерно называть североамерикано-сибирской.

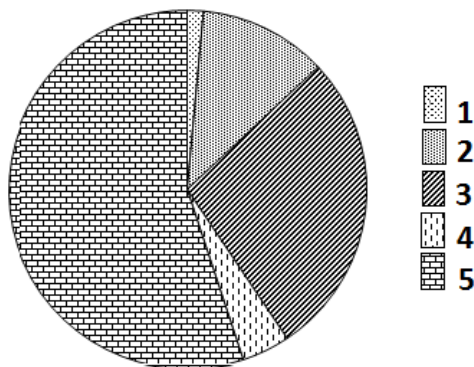


Рис. 5.2. Распределение сибирских мятликов по геоэлементам:

1 – семикосмополиты; 2 – голарктические; 3 – евразийские; 4 – североамерикано-азиатские; 5 – азиатские

Самой малочисленной оказалась группа семикосмополитов. Она представлена всего одним видом – *P. annua* (табл. 5.1). Невелика доля североамерикано-азиатских видов – всего 4 %. Значительно больше оказалось голарктических и евразийских видов (соответственно 12 и 28%), но наиболее представительной, как и следовало ожидать, оказалась группа азиатских видов, куда входят 55% сибирских мятликов (см. рис. 5.2).

Поскольку Азия – огромная территория с разнообразными условиями существования, включающая несколько флористических областей, представляет интерес конкретизация распространения видов на ее территории. Внутри азиатского геоэлемента было выделено 7 подтипов ареала (рис. 5.3, табл. 5.1).

1. Виды широкого азиатского распространения, ареал которых имеет значительную протяженность и охватывает многие районы. Помимо *P. botryoides* и *P. raduliformis*, спорадически распространенных почти по всей бореальной части Сибири, на Дальнем Востоке и в Монголии (табл. 5.2), в эту группу был включен также *P. tianschanica*. Основной ареал этого вида лежит в Центральной Азии (Монголия, Кашгария, Джунгария) и прилегающих областях Сибири (Горный Алтай, Хакасия, Тува), но помимо этого довольно много находок этого вида было сделано в Якутии. Так, этот вид был обнаружен в Оленекско-Нижнеленском (Ad fluv. Olenek et Lenam inferiores, et inter Olenek et Lena. 1875. Czekanowski; LE), а также в Вилюйско-Верхнеленском (Якутская обл., Вилюйский окр., Хану (алас) Арылах, солончак. № 403. 3 VII 1914. Г.И. Доленко; LE), Алданском (Ad fluv. Lenam inferiore, inter Namski ulus et ostirem fl. Aldan. 9 VI 1875. Czekanowski; LE) и Яно-Индибирском

(Верхоянский р-н, бас. р. Яны) флористических районах¹. Тем не менее следует принять во внимание то, что, в отличие от широко распространенного почти по всей степной Сибири *P. botryoides*, этот вид встречается в Якутии довольно редко и только в составе реликтовых степей, где он не играет значительной роли в растительном покрове.

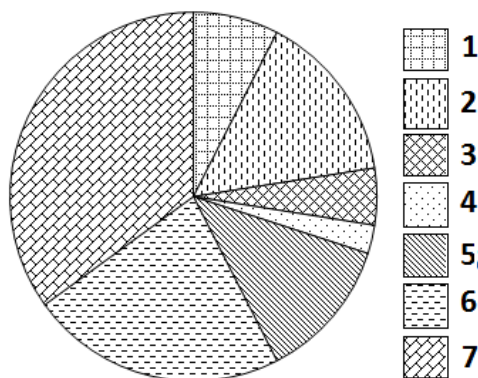


Рис. 5.3. Соотношение подтипов азиатского типа ареала среди сибирских мятликов:

1 – виды широкого азиатского распространения; 2 – североазиатский;
3 – северовосточно-сибирский; 4 – восточноазиатский; 5 – южносибирско-центральноазиатский;
6 – монголо-южносибирский; 7 – южносибирский

2. Североазиатский подтип объединяет виды (подвиды), распространенные на севере, в арктической и гипоарктической части Сибири и Дальнего Востока.

3. Северовосточно-сибирский подтип объединяет виды (подвиды), ареал которых ограничен северовосточной частью Сибири. Из сибирских мятликов в эту группу попадает только *P. pratensis* subsp. *skrjabinii*, распространенный в Центральной Якутии (Вилуйско-Верхнеленский флористический район – locus classicus) и в низовьях Лены (Арктический флористический район, окр. с. Чекуровка).

4. Восточноазиатский подтип включает виды, основной ареал которых лежит в пределах восточноазиатской флористической области, заходящие на юг Восточной Сибири. Эта группа включает всего три вида, – *P. ochotensis*, *P. sphondylodes* и *P. skvortzovii*. Все они по большей части степные, причем последний, возможно, замещается в Сибири на близкий, но другой вид.

5. Южносибирско-центральноазиатский подтип – виды, ареал которых помимо гор Южной Сибири охватывает Монголию и другие провинции Центральной Азии. При этом плюризональная *P. krylovii*, приуроченная главным образом к скалам и мелкощепнистым осыпям, по-видимому, не имеет особо широкого распространения. Южнее Джунгарии и Монголии она замещается близкими видами, но остальные виды этой группы – типично высокогорные и распространены довольно широко. Их ареалы помимо Сибири и Монголии охватывают Джунгарию, Кашгарию, Тибет (Грубов, 1982) и заходят в Гималаи. Надо отметить, что все виды, относящиеся к этому подтипу, за исключением *P. attenuata*, имеют в общем центральноазиатское распространение и в Сибири их ареал едва выходит за пределы Центральноазиатской провинции, очерченной В.И. Грубовым (1963).

6. Монголо-южносибирский подтип объединяет виды и подвиды, ареал которых в основном ограничен горами Южной Сибири и Монгольской подпровинцией Центральноазиатской провинции. Не исключено, что дальнейшее изучение флор как Монголии, так и Центральной Азии в целом выявит более широкое распространение этих видов.

¹ Районы приводятся по «Флоре Сибири».

Таблица 5.1. Соотношение подтипов азиатского типа ареала среди сибирских мятликов

Поясно-зональные группы		Эколого-фитоценоотические группы	Подтип ареала						
			Широкий азиатский	Североазиатский	Восточно-азиатский	Северовосточно-сибирский	Центрально-азиатско-южносибирский	Монголо-южно-сибирский	Южносибирский
Арктическая		Тундровые сообщества		<i>P. sublanata</i> <i>P. sublanata subsp. vivipara</i> <i>P. subpolaris</i> <i>P. filiculmis</i> <i>P. anadyrica</i> <i>P. bryophila</i>					
Высоко-горная	Альпий-ская	Горнотундровые сообщества					<i>P. litvinoviana</i> <i>P. albertii</i>	<i>P. smirnovii</i> <i>P. veresczaginii</i> <i>P. mariae</i> <i>P. polozhij</i>	<i>P. sobolevskiana</i> <i>P. actruensis</i> <i>P. altaica</i> <i>P. ircutica</i>
		Криофильные степи	<i>P. tian-shanica</i>				<i>P. attenuata</i> <i>P. koelzii</i>		
		Солончаковатые луга							
	Субальпийская	Сообщества каменистых обнажений							<i>P. pseudoaltaica</i> <i>P. shapshalica</i>
Лесная		Леса	<i>P. raduliformis</i>						<i>P. insignis</i> <i>P. urjanchaica</i> <i>P. krasnoborovii</i>
Степная		Горностепные сообщества	<i>P. botryoides</i>		<i>P. skvortzovii</i> <i>P. ochotensis</i> <i>P. sphondylodes</i>			<i>P. argunensis</i> <i>P. reverdattoi</i>	<i>P. buriatica</i> <i>P. pseudodahurica</i> <i>P. transbaicalica</i>
Плоризональная		Скалы и осыпи					<i>P. krylovii</i>		
		Прибрежные пески				<i>P. pratensis subsp. skrzabinii</i>		<i>P. sabulosa</i>	<i>P. pruinosa</i>

7. Южносибирский подтип объединяет виды, ареал которых ограничен горами Южной Сибири.

Самой многочисленной оказалось южносибирская группа. К ней относится 35% всех мятликов азиатского распространения и 19.18% от общего числа сибирских видов *Poa* (рис. 5.3). И монголо-южносибирский, и южносибирско-центрально-азиатский подтипы значительно уступают ему, составляя соответственно 23 и 13% азиатской группы. Хорошо представлена североазиатская группа. Ее виды составляют 15% азиатских мятликов, и, наоборот, восточноазиатские виды представлены очень незначительно, всего 3%; немного больше мятликов широкого азиатского распространения (8%), и совсем немного – всего один (3%) – северосибирский подвид, обособившийся в уникальном местообитании – перевеваемых песках по берегам Лены.

Особый интерес представляют виды, эндемичные для Сибири, к числу которых относятся все 14 южносибирских видов (подвидов), единственный северовостоносибирский и 4 монголо-южносибирских вида – *P. mariae*, *P. polozhiae*, *P. vereczaginii* и *P. altaica*, которые, хотя принадлежат флорам России, Казахстана, Монголии и Китая, являются узкими алтайскими эндемиками. Эндемичными можно считать и все 7 североазиатских видов и подвидов, ареал которых ограничен арктической тундрой Сибири и Дальнего Востока, поскольку их основной ареал (за исключением разве *P. filiculmis*) лежит на территории Сибири. Таким образом, эндемичные виды (подвиды) составляют 34.3% от общего числа сибирских мятликов, что свидетельствует о значительном своеобразии сибирской группы мятликов. По своему распространению это главным образом южносибирские и монголо-южносибирские виды (подвиды), 9 из них приурочено к верхнему горному поясу, 8 – к среднему и нижнему, а 1 – *P. kuraica* – не имеет строгой высотной приуроченности и, встречаясь на больших высотах, способен произрастать и в среднем горном поясе, если находит подходящий экотоп.

Столь высокое число эндемичных видов среди сибирских мятликов свидетельствует о высокой автохтонности сибирской группы. Вместе с тем сибирская группа мятликов связана и с мятликами других флор. Об относительно тесных связях между мятликами Сибири и Европы говорит 41% общих видов, из которых 28% евразийских, 12% голарктических и 1% семикосмополитных. Менее тесные связи у сибирской группы *Poa* с американским континентом. Общие виды составляют 18% от числа сибирских и складываются из 12% голарктических, 4% североамериканоазиатских и 2% семикосмополитных.

Более всего сибирская группа мятликов связана с Центральной Азией (42% общих видов и подвидов), а точнее, с ее Монгольской провинцией (31% общий вид). При этом только один вид – *P. bulbosa* – отмечается в других подпровинциях Центральной Азии, не встречаясь в Монголии. Более слабые связи группы с Дальним Востоком – 30% общих видов и подвидов, включая арктическую часть.

Немалый интерес для познания истории формирования сибирской группы мятликов представляет анализ пояснo-зональной и эколого-ценотической приуроченности видов. Он позволяет выявить возможные пути формирования и родственные связи исследуемой группы. В настоящее время существует множество классификаций по этим признакам, однако ни одна из них не оказалась в полной мере пригодной для сибирских мятликов, поскольку применение той или иной схемы определяется не только географическим положением изучаемой группы, но в большей мере целями исследования и необходимой детализацией анализа. Поэтому, исходя из особенностей изучаемого рода, представляется наиболее целесообразным и показательным выделение групп в соответствии с их принадлежностью к флористическим комплексам, выделенным с учетом пояснo-зонального распределения. При этом учитывалась приуроченность видов к определенным эколого-ценотическим группам, что помогает дать более детальную их характеристику. Вместе с тем следует

принять во внимание, что многие виды мятликов в силу экологической пластичности приспособились к обитанию более чем в одной зоне (поясе). Многочисленные изменения границ климатических и растительных зон и поясов на протяжении четвертичного периода во многом способствовали этому. Это обстоятельство вносит определенные трудности в классификацию видов (подвидов) мятликов по поясно-зональному признаку. Тем не менее в большинстве случаев можно предположительно выявить зону (пояс), с которой вид связан генетически и которой он отдает предпочтение в своем распространении. В случае, когда вид не выражает явных поясно-зональных предпочтений, а произрастание его связано с какими-то незональными местообитаниями, он помещался в плюризональную группу. Поскольку среди сибирских видов мятликов практически нет видов, которые бы обитали исключительно на равнинах, за исключением разве что *P. pratensis* subsp. *skrjabinii*, специальная монтанная группа с горно-лесными и горно-степными видами не выделялась.

Для проведения анализа были выделены следующие поясно-зональные группы: тундрово-арктическая, аркто-высокогорная, высокогорная, лесная, степная и плюризональная (рис. 5.4). Последняя по своему составу оказалась достаточно пестрой, в ее состав вошли виды, не связанные с какими-то ценотическим группировкам, а, скорее, принадлежащие к пионерным, поселяющимся в неосвоенных местообитаниях.

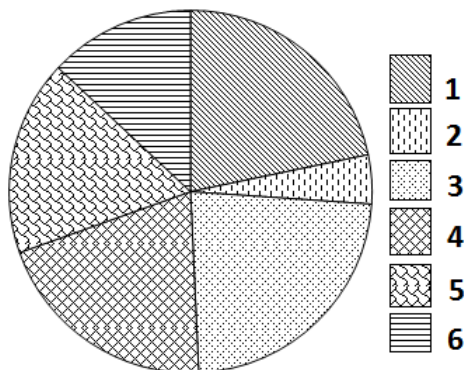


Рис. 5.4. Поясно-зональное распределение сибирских мятликов:
1 – тундрово-арктическая; 2 – арктовысокогорная; 3 – высокогорная;
4 – лесная; 5 – степная; 6 – плюризональная

Арктическая группа относительно велика и составляет 22 % от общего числа сибирских мятликов. Ее выделение из общей арктовысокогорной группировки определяется особенностями условий произрастания в Арктике, по многим показателям отличающимися от таковых в верхнем поясе гор. В эту группу вошли виды, ареалы которых приурочены главным образом к Арктике и лишь частично заходящие в более низкие широты. Поэтому представилось целесообразным включение в эту группу и нескольких видов предположительно арктического происхождения, но имеющих отдельные изолированные участки ареала в горах Южной Сибири. Основная масса арктических видов, естественно, приурочена к тундрам, однако детальное исследование экологических особенностей арктических мятликов показало, что все они предпочитают каменистые и щебнистые тундры, склоны и осыпи, приречные пески и галечники. Только *P. alpigena* и ее подвид subsp. *colpodea*, *P. arctica* и *P. paucispicula* помимо каменистых склонов и прибрежных галечников отмечаются на лужайках и в моховой тундре. *Poa lanata* и *P. sublanata* с ее подвидом subsp. *vivipara* предпочитают прибрежный аллювий.

Арктовысокогорная группа содержит виды и подвиды, как в высокогорьях, так и в Арктике приуроченные к каменистым и щебнистым субстратам и приречным пескам и галечникам. Эта группа небольшая и содержит всего 4% видов.

Высокогорная группа самая многочисленная, она содержит 23% видового состава. Ее выделение представляет интерес в связи с предполагаемым высокогорным происхождением мятликов. Включает виды и подвиды, произрастающие главным образом в верхнем горном поясе, реже заходящие в более низкие пояса. Надо отметить, что высокогорья Сибири могут существенно различаться по условиям существования, и соответственно там формируются разные ценоотические группы. В пределах высокогорного флористического комплекса выделяются горно-тундровая, криофильно-степная и солончаково-луговая эколого-ценоотические группы мятликов. Наиболее многочисленной является группа видов, приуроченных к горным тундрам, тем не менее почти все виды предпочитают хорошо дренированные каменистые или щебнистые участки. *Poa pseudotalica* строго приурочена к выходам коренных пород в субальпийском поясе, *P. ircutica* также может спускаться до границы леса, встречаясь в разреженных лесах у верхнего предела их распространения. С другой стороны, лесная *P. sibirica* нередко заходит в субальпийский (подгольцовый пояс), но, судя по морфологическим особенностям, является все же видом, специализированным к произрастанию в лесах. Исследования морфологических особенностей лесной и субальпийской рас выявили некоторые различия по сумме признаков, но они пока не достаточны, чтобы признавать последнюю даже отдельным подвидом.

Значительно меньше мятликов обитает в криофильных высокогорных степях. Это *P. tianschanica*, *P. attenuata* и представители гибридогенного агрегата *P. albertii* и *P. koelzii*. *Poa attenuata* и *P. tianschanica* нередко отмечаются в нижних поясах гор, но и основной их ареал, и морфологические черты позволяют предполагать их высокогорное происхождение. Поэтому появление *P. attenuata* в каменистых южносибирских степях среднего и даже нижнего горного пояса, а *P. tianschanica* – в степях Центральной Якутии, по-видимому, результат плейстоценовых перемещений. В.К. Пазий (1968) и Н.Н. Цвелев (1976а, б) также относят *P. attenuata* к растениям альпийских и субальпийских поясов. Только один вид – *P. kuraica* – приурочен к солончаковым лужайкам, но эти сообщества сами по себе являются достаточно редкими в верхнем горном поясе.

Лесная группа также довольно многочисленна и составляет 20% видов. В нее вошли виды и подвиды, приуроченные к бореальной лесной зоне и лесному горному поясу. Большинство видов этой группы принадлежит к лесной и луговой эколого-ценоотическим группам, и только один вид – *P. turfosa* – обитает на торфяных болотах и адаптирован к условиям постоянно нарастающей моховой дерновины.

Степная группа несколько уступает лесной и содержит 17% видов. Как известно, сибирские степи очень неоднородны по условиям произрастания, по своему происхождению и флористическому составу. В самом общем виде они могут быть подразделены на две группы сообществ – горные каменисто-щебнистые степи, нередко с присутствием кустарников, формирующиеся на склонах, и степи равнинного типа, формирующиеся на выровненных участках или пологих склонах, с более или менее густым травостоем. В северной части, у границы с лесостепью, они обогащены разнотравьем, в южной – нередко носят опустыненный характер (Шумилова, 1962; Пешкова, 2001). Несмотря на то, что лишь *P. angustifolia*, *P. bulbosa* s. l., *P. stepposa*, *P. botryoides* и *P. argunensis* произрастают в степях равнинного типа, нередко играя там ценозообразующую роль, не обнаружилось ни одного вида, который был бы к ним строго приурочен, не встречаясь на каменистых склонах и обна-

жениях, поэтому специального подразделения на эти эколого-ценотические группы не производилось.

Плюризональная группа включает виды, которые не отдают предпочтения ни одной зоне, произрастая главным образом в интразональных сообществах. Она составляет 13 % видов. В нее вошли мятлики, приуроченные к скалам и осыпям, прибрежным пескам, насыпям и обочинам дорог, сбитым тропам.

Интересно проследить соотношения между географическими и поясно-зональными группами (рис. 5.5, табл. 5.2). Так, семикосмополитная группа представлена одним плюризональным видом. Среди голарктических преобладают арктические и арктовысокогорные, выделен один плюризональный вид. Надо отметить, что все три арктовысокогорных вида имеют голарктическое распространение. Евразийская группа более пестрая по составу, в ней присутствуют и лесные, и луговые виды, и единственный торфяно-болотный вид, но явно преобладают лесные. Плюризональная группировка тоже неоднородна: она включает виды скал и осыпей, троп и обочин дорог. Североамерикано-азиатская группа полностью состоит из тундрово-арктических видов, но самое сложное строение имеет, разумеется, азиатская группа. В азиатской группе представлены почти все поясно-зональные группы, за исключением арктовысокогорной (см. рис. 5.5). Преобладающую роль здесь играют высокогорные и степные виды, причем и те и другие входят во все возможные фитоценотические группировки (см. табл. 5.1). В высокогорной группе преобладают горно-тундровые виды, а в степной – собственно-степные. Несколько беднее тундрово-арктическая группировка, составляющая 16%, и в равной мере представлены лесная и плюризональная группы (по 9% каждая). Но если лесная группа относительно однородна и включает исключительно лесные виды, то плюризональная представлена разными группами пионерных видов (термин «фитоценотические группы» вряд ли применим к пионерной растительности каменистых обнажений и прибрежных песков, практически не связанной ценотическими отношениями). Один вид – *P. krylovii* – встречается на каменистых осыпях как лесного, так и степного пояса Центральной Азии и гор Южной Сибири. Три вида (подвида) как в лесном, так и в степном поясе приурочены строго к пескам, чаще всего прибрежным.

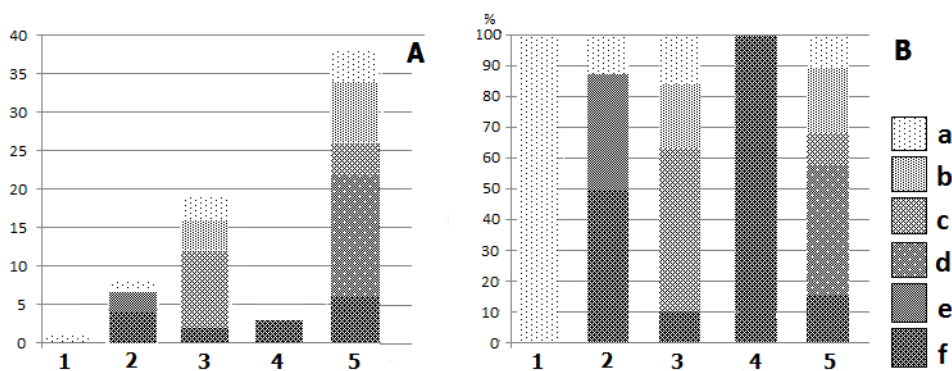


Рис. 5.5. Соотношения между географическим распространением сибирских мятликов и их поясно-зональной приуроченностью (по оси абсцисс – типы геоэлемента, условные обозначения см. на рис. 5.2; а – плюризональные; б – степные; в – лесные; д – высокогорные; е – арктовысокогорные; ф – тундрово-арктические); А – соотношение по числу видов; В – процентное соотношение

Таблица 5.2. Географическое и поясно-зональное распределение сибирских мятликов

Поясно-зональные группы	Эколого-фитоценотические группы	Семи-космополитные	Голарктические	Евразийские	Североамерикано-азиатские	Азиатские
1	2	3	4	5	6	7
Арктическая	Тундровые сообщества		<i>P. arctica</i> <i>P. tolmatchewii</i> <i>P. alpigena</i> subsp. <i>colpodea</i> <i>P. abbreviata</i>	<i>P. lindebergii</i>	<i>P. lanata</i> <i>P. pseudoabbreviata</i> <i>P. paucispicula</i>	<i>P. sublanata</i> <i>P. sublanata</i> subsp. <i>vivipara</i> <i>P. subpolaris</i> <i>P. filiculmis</i> <i>P. anadyrica</i> <i>P. bryophila</i>
Аркто-высокогорная	Тундровые и гольцовые сообщества		<i>P. alpina</i> <i>P. alpigena</i> <i>P. glauca</i>			
Высокогорная	Горно-тундровые сообщества					<i>P. ircutica</i> <i>P. veresczaginii</i> <i>P. smirnovii</i> <i>P. mariae</i> <i>P. polozhiae</i> <i>P. sobolevskiana</i> <i>P. pseudoaltaica</i> <i>P. actruensis</i> <i>P. litvinoviana</i> <i>P. shapshalica</i> <i>P. altica</i>
	Криофильные степи					<i>P. attenuata</i> <i>P. albertii</i> <i>P. koelzii</i> <i>P. tianschanica</i>
	Солончаковатые луга					<i>P. kuraica</i>

Окончание табл. 5.2

1	2	3	4	5	6	7
Лесная	Леса			<i>P. sergievskajae</i> <i>P. remota</i> <i>P. nemoralis</i> <i>P. orientalis</i> <i>P. sibirica</i>		<i>P. insignis</i> <i>P. urjanchaica</i> <i>P. raduliformis</i> <i>P. krasnoborovii</i>
	Луга			<i>P. pratensis</i> <i>P. trivialis</i> <i>P. intricata</i> <i>P. palustris</i>		
	Торфяники			<i>P. turfosa</i>		
Степная	Степи			<i>P. angustifolia</i> <i>P. bulbosa</i> <i>P. bulbosa</i> subsp. <i>vivipara</i> <i>P. stepposa</i>		<i>P. buriatica</i> <i>P. botryoides</i> <i>P. pseudodahurica</i> <i>P. transbaicalica</i> <i>P. reverdattoi</i> <i>P. argunensis</i> <i>P. ochotensis</i> <i>P. skvortzovii</i> <i>P. sphondylodes</i>
Плюризональная	Скалы и осыпи			<i>P. urssulensis</i> <i>P. tanfiljevii</i>		<i>P. krylovii</i>
	Прибрежные пески					<i>P. sabulosa</i> <i>P. pruinosa</i> <i>P. pratensis</i> subsp. <i>skrjabinii</i>
	Обочины дорог и ж/д насыпи		<i>P. compressa</i>			
	Тропиночные сбои	<i>P. annua</i>		<i>P. supina</i>		

Очень информативным оказалось также сопоставление поясно-зональной приуроченности видов и их географического распространения (рис. 5.6). Исследования показали, что среди тундрово-арктических видов численно преобладают азиатские, немного им уступают голарктические, еще меньше североамерикано-азиатских и совсем немного евразийских. Арктовысокогорная группа полностью представлена голарктическими видами и подвидами, а высокогорная – азиатскими. Как уже отмечалось ранее, высокогорная группа по экологической приуроченности неоднородна – наряду горно-тундровыми и криофильно-степными видами она содержит виды, приуроченные к высокогорным солончаковым лугам и выходам коренных пород в подгольцовом поясе. Лесная группа состоит на треть из азиатских видов и на две трети из евразийских. Причем собственно-лесных видов содержится поровну и в евразийской, и в азиатской группе, но если в азиатской присутствуют только собственно-лесные, то в евразийской помимо лесных еще столько же луговых и один торфяно-болотный вид.

В степной группе, наоборот, численно преобладают азиатские виды, и только четыре вида (подвида) имеют более широкое, евразийское распространение. При этом виды, присущие солончаковым лугам, встречаются только среди мятликов азиатского распространения.

Плюризональная группа, несмотря на небольшую численность, очень разнообразна по входящим в нее геоэлементам – здесь представлены все, кроме североамерикано-азиатского. При этом виды, приуроченные к скалам и осыпям, были обнаружены только среди евразийских и азиатских, виды, обитающие по обочинам троп и дорог, – среди семикосмополитов и евразийских, а растения-псаммофиты – только в азиатской группе.

Столь же пестрой по составу оказалась тундрово-арктическая группа мятликов. Наибольшую долю здесь составили азиатские виды, несколько меньше голарктических, тундрово-арктическими являются все североамерикано-азиатские мятлики, и, наконец, два вида имеют евразийское распространение.

Исследование соотношений между поясно-зональной приуроченностью видов и их географическим распространением выявило следующие закономерности. Наиболее разнообразной по эколого-ценотической приуроченности входящих видов оказалась азиатская группа, включающая почти все возможные поясно-зональные группы, что можно объяснить как разнообразием условий Сибири, так и особенностями ее положения на азиатском континенте. Некоторым разнообразием отличается евразийская группа, включающая лесные, степные и плюризональные виды и лишь один арктический. В то же время североамерикано-азиатская группа и почти вся голарктическая (за исключением инвазивной *P. compressa*) представлены только тундрово-арктическими и арктовысокогорными видами. В свою очередь, среди тундрово-арктических и арктовысокогорных видов немалую долю составляют виды голарктического и североамерикано-сибирского распространения, что говорит об интенсивности миграционных процессов на данной территории. Это обстоятельство, а также то, что все до одного из 16 высокогорных видов являются азиатскими, наводит на мысль о том, что если высокогорные виды *Poa* в результате плейстоценовых миграций достигали Арктики, превращаясь тем самым в арктовысокогорные, они могли проникнуть далее на американский континент. По-видимому, миграции мятликов между Америкой и Азией осуществлялись по северному берингийскому пути и не в столь отдаленную эпоху, когда северная оконечность континента уже была покрыта холодостойкой растительностью. С другой стороны, выявлено всего два вида *Poa*, которые отмечаются как в европейских высокогорьях, так и в горах Южной Сибири. Это подтверждает гипотезу М.Г. Попова, что обмен флористическими элементами между высокогорьями Европы и Азии, в частности Южной Сибири, был затруднен и осуществлялся главным образом во время плейстоценовых оледенений,

по миграционным путям, проходившим вдоль ледника. Очевидно, что существовал также обмен видами между европейскими и сибирскими мятликами по лесному и особенно степному пути, о чем говорит высокая доля степных видов и наличие лесных видов в евразийской группе. Однако, несмотря на бесспорное существование флористических связей между сибирскими и американскими степями, доказанное Б.А. Юрцевым (1962 и др.), в Америке обнаруживаются лишь близкородственные виды сибирских степных мятликов. Как в лесной, так и в степной группе совершенно отсутствуют голарктические и североамерикано-сибирские виды. Это можно объяснить тем, что мятлики секции *Stenopoa* (а именно они имеют близких родственников среди степных американских видов) очень полиморфны, причем этот полиморфизм может быть обусловлен не просто высокой фенотипической изменчивостью, а повышенной склонностью к гибридизации. Поэтому, возможно, что, попав на американский континент, сибирские виды послужили источником для образования новых видов, а сами были поглощены в результате интрогрессивной гибридизации.

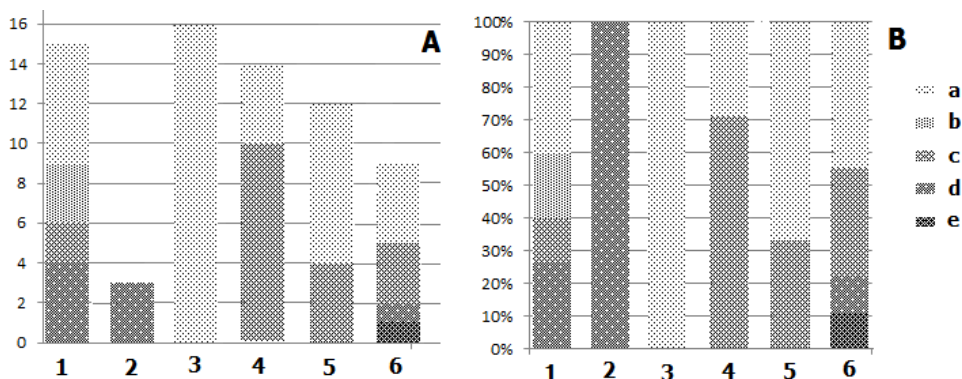


Рис. 5.6. Хорологический состав поясно-зональных групп сибирских мятликов (по оси абсцисс – поясно-зональные группы, обозначения см. на рис. 5.4; а – азиатские; б – североамерикано-сибирские; в – евразийские; г – голарктические; д – семикосмополиты);

А – соотношение по числу видов; В – процентное соотношение

Сибирские виды *Poa*, как и рода в целом, проявляют очень высокую адаптивность к различным экологическим условиям. Среди сибирских мятликов выделяются следующие группы по отношению к основным лимитирующим факторам среды.

По отношению к увлажнению выделяются мезофиты (соответствующие I эволюционному уровню *Stenopoa*), ксеромезофиты, мезоксерофиты и ксерофиты (сходные по требованиям к увлажнению соответственно с видами II, III и IV эволюционного уровня *Stenopoa*). По отношению к пониженным температурам выявлена довольно большая группа криофитов. По отношению к эдафическим условиям выделяются прибрежно-аллювиальные виды; виды, предпочитающие песчаные почвы; виды, способные расти на подвижных песках; сфагново-болотные виды и петрофиты. Среди последних не было выявлено видов, произрастающих только на каменисто-щебнистом субстрате или обитающих исключительно в расщелинах скал. Отмечается также не характерная для рода в целом группа видов, способных переносить небольшое засоление.

Высокая доля высокогорных растений среди сибирских мятликов, а особенно среди видов азиатского распространения, позволяет согласиться с мнением Н.Н. Цвелева (1976а, б) о преимущественно высокогорном происхождении и рода в целом, и сибирской группы. Проведенные исследования и сопоставления дают возможность предполагать, что сибирская группа мятликов имеет в основном автохтонное происхождение, и ее формирование тесно связано с Алтае-Саянской горной системой.

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ РОДА РОА НА ТЕРРИТОРИИ СИБИРИ

6.1. Существующие гипотезы о формировании злаков

Попытка филогенетической реконструкции мятликов сибирской флоры, предпринимаемая в настоящей работе, требует решения вопроса об исходных и эволюционно подвинутых, производных формах, так как от выбора анцестральной группы зависят все филогенетические построения. Для этого необходимо рассмотреть основные современные гипотезы происхождения, формирования и эволюции злаков в целом.

Несмотря на несомненные успехи в области исследования злаков, их происхождения и филогении (GPWG, 2001), до сих пор нет единого мнения ни о времени, ни о месте происхождения этого крупного семейства. Особенно много идей о происхождении злаков было высказано за последние 50 лет, причем использование новых методов и подходов, проверка гипотез альтернативными методами существенно повышают их вероятность и достоверность полученных результатов.

Й. Шустер (Schuster, 1910) наиболее древним из существующих ныне злаков считал род *Streptochaeta* Schrad. (ser. *Bambusiformis* Roshev.) – невысокие многолетники тропических лесов Южной Америки, имеющие 6-членные цветки. От них он производил примитивные группы бамбуков и рисовых. Почти все последующие систематики (Bessey, 1917; Schellenberg, 1922; Bews, 1929 и др.) считали бамбуки либо исходной, либо примитивной группой злаков. Впоследствии в ходе эволюции злаки приобрели более прогрессивную травянистую жизненную форму, а переход к анемофилии привел к редукции околоцветника. Эту точку зрения позднее поддерживали Н.П. Авдулов (1931) и Р.Ю. Рожевиц (1952). Принимая во внимание имеющиеся в то время палеоботанические находки, Р.Ю. Рожевиц (1952) предполагал, что злаки сформировались не ранее верхнего или среднего мела, сначала как относительно немногочисленная группа лесных растений, играющая в составе растительного покрова второстепенную роль. В эоцене они были представлены видами, напоминающими бамбуки. Затем, в миоцене, с выходом на открытые равнины число злаков намного увеличилось и их значение существенно возросло. Эволюция и широкое распространение этой группы в Палеоарктике происходили, по мнению Р.Ю. Рожевица (1952), главным образом в позднечетвертичное время.

Иная точка зрения на происхождение злаков была высказана Н.Н. Цвелевым (1969а, 1975б, 1976б). Он отверг гипотезу об их тропическо-лесном происхождении, считая, что первичные злаки обитали в относительных высокогорьях в ботаническом понимании этого слова (т. е. выше границы леса), где на открытых пространствах выше пояса мезозойских лесов ветроопыление могло дать существенное преимущество перед энтомофилией. Первичные злаки при этом представляли собой травянистые розеточные стрелкообразующие растения с трехчленными цветками «бамбузоидного типа». Дальнейшая их эволюция сопровождалась ксерофилизацией и криофилизацией. Конец мела Н.Н. Цвелев считает периодом наиболее интенсивной эволюции первичных злаков и высказывает предположение, что к началу палеогена разнообразие злаков возросло настолько, что к этому времени сформировались не только все современные трибы злаков, но и большинство существующих ныне

родов. Однако уже к началу неогена прогрессирующее похолодание и континентализация климата привели к уничтожению субтропических лесов и саванн на значительной территории Евразии и Северной Америки. Освобождающиеся при этом ниши со временем оказались занятыми спускающимися с гор фестукоидными злаками, более специализированные из которых остались под пологом спустившихся с гор лесов северного типа, а менее специализированные продвигались главным образом вдоль речных долин, заселяя слабо задернованные аллювиальные и луговые участки (Цвелев, 1969б). Однако при этом лесные виды развивались более быстрыми темпами и поэтому, вследствие мозаичной эволюции, в настоящее время выглядят более архаичными. В целом же относительное господство фестукоидных злаков на равнинах Северного полушария закрепилось в результате периодических оледенений в плейстоцене (Цвелев, 1969б, 1976б). На равнинах злаки получили возможности для дальнейшей эволюции благодаря встречным потокам миграций и развитию гибридационных процессов.

Исследования филогенетических отношений в семействе злаков, проведенные Grass Phylogeny Working Group (GPWG, 2001) с использованием молекулярно-генетических методов, показали, что из ныне живущих злаков наиболее рано дивергировавшим и близким к анцестральной форме является подсемейство *Anomochloideae*, за ним следуют *Pharoideae* и *Puelioideae*. Оставшиеся подсемейства, по версии GPWG, сформировали две большие монофилетические группы, две клады – BEP и PASCAD. Первая из них объединила преимущественно подсемейства, осуществляющие фотосинтез по C_3 -типу, а вторая – по типу C_4 . При этом самые древние злаки – *Anomochloe* и *Pharus* – имеют соответственно южноамериканское и пантропическое распространение. Поскольку наиболее архаичные группы ныне живущих злаков, морфологически приближающиеся к примитивным однодольным, обитают в тропических лесах, большинство исследователей склоняются к мнению о тропическом происхождении злаков в целом и их последующем распространении по всем континентам (Raven, Axelrod, 1974; Dalgren, Clifford, Yeo, 1985; Stebbins, 1987; Linder, 1987 и др.).

Самые ранние палеоботанические находки – ископаемая пыльца и макрофоссилии, которые могут свидетельствовать о времени и месте происхождения злаков, относятся к верхнему мелу и встречаются в отложениях этого времени довольно редко (Gandolfo et al., 2000; Cornet, 2002). Однако самые ранние фоссилии, относящиеся несомненно к злакам, датируются границей палеоцена и эоцена (Crepet, Feldman, 1991; Piperno, Sues, 2005). В эоценовых отложениях они встречаются значительно чаще, а в олигоценовых становятся уже массовыми (Germeraad et al., 1968; Muller, 1981). Наиболее ранние (верхний мел) находки пыльцы злаков были сделаны на территории Африки и Южной Америки (Jacobs et al., 1999). Р.Н. Raven и D.I. Axelrod (1974) и Н.Р. Linder (1987) высказали предположение о происхождении порядка *Poales* и злаков в частности в пределах Гондваны – Южной Америки.

Н.Р. Linder (Linder, 1987; Linder, Rudall, 2005) высказал гипотезу о верхнемеловом происхождении анцестральной формы порядка *Poales*, куда входят злаки. Эта форма возникла и получила свое развитие на открытых пространствах, на влажных и бедных почвах, которые были малопригодны для существования более конкурентоспособных двудольных деревьев и кустарников. К палеогену они дивергировали на четыре ветви (в терминах, принятых последователями кладистической теории, – клады). Часть анцестральных граминид проникла в подлесок, где и до сих пор обитают как лазающие (*Flagellaria*) или придерживаются глубокой тени лесного подроста (*Pharoideae*). Разделение злаков и осок произошло предположительно в неогене, с появлением растительности, адаптированной к сезонному климату (Linder, Rudall, 2005). К. Bremer и Т. Janssen (Bremer, 1992, 2002; Janssen, Bremer, 2004;

Bremer, Janssen, 2006), использовавшие как молекулярно-генетические данные, так и геоинформационно-статистические технологии, высказались в пользу южноамериканского происхождения порядка *Poales*.

Основываясь на более поздних палеоботанических данных, G.L. Stebbins (1981, 1987), также полагал, что, хотя злаки и возникли достаточно рано, в меловом периоде, доминантами растительного покрова они стали относительно недавно. Первые злаки, напоминающие современные *Anomochloe*, *Streptocheta*, *Pharus*, *Puelia*, долгое время обитали в тенистых лесах или на их опушках. Их расцвет связывается с ухудшением климата в эоцене, а особенно в олигоцене, с увеличением аридности климата, с появлением длительных засушливых периодов, в результате чего площади лесов сократились и образовались обширные открытые пространства (Kellogg, 2000; Gibson, 2009). Немалая роль в эволюции злаков и распространении злаковых сообществ отводится и травоядным млекопитающим, особенно копытным (Цвелев, 19766; Stebbins, 1987; Kellogg, 2001; Jacobs et al., 1999), и пожарам, которые давали злакам преимущество над древесной растительностью (Комаров, 1951; Keeley, Rundel, 2003). К числу адаптаций, обеспечивших успех злаков, G.L. Stebbins относит симподиальное ветвление, позволяющее противостоять вытаптыванию; базальную меристему, которая не повреждается при скусывании побегов пасущимися животными; ее защищенность от высыхания и повреждения влагилицами отмерших листьев; появление и широкое распространение кремневых клеток, защищающих растения от повреждения насекомыми, а также, по некоторым данным, позволяющих лучше перераспределить свет; небольшие размеры растения; конденсацию соцветий, что обеспечивает больший успех при ветроопылении; чешуевидный околоцветник и мясистые лодукулы, надежно защищающие цветок и открывающие и закрывающие его в зависимости от внешних условий (Stebbins, 1987).

Дальнейшая эволюция злаков в аридных условиях была настолько успешной, что не только вывела злаки в число доминантов растительного покрова, но и привела широкому распространению сообществ с их доминированием. При этом на разных территориях появление обширных открытых пространств, создающих условия для существования злаков, происходило в разное время. В Северной Америке поднятие Скалистых гор привело к существенной аридизации климата в позднем олигоцене – миоцене, что повлекло за собой отступление лесов и образование на обширных пространствах экосистем с доминированием злаков (Coughenour, 1985; Stromberg, 2005). В Африке увеличение континентальности и распространение гравеландов происходило в олигоцене, а в Южной Америке – на границе эоцена – олигоцена (Jacobs et al., 1999). На территории Евразии образование Гималаев, которые возникли в результате присоединения Индии к континенту, привело к перераспределению осадков и аридизации климата на обширных территориях (Синицын, 1967, 1962). Это способствовало массовому распространению злаковых сообществ в миоцене (Zhu, 1993; Miller, 2005). В целом же экосистемы с преобладанием злаков в Северном полушарии появились в среднем миоцене (Cerling et al., 1997; GPWG, 2001), но в Африке и Южной Америке они могли возникнуть и раньше (Jacobs et al., 1999). Что касается современных злаковых сообществ Центральной и Западной Европы, то, по мнению G.J. Bredenkamp с коллегами (Bredenkamp et al., 2002), все они вторичны и возникли в голоцене в результате антропогенного воздействия.

Дальнейшая аридизация климата на огромных территориях привела к возникновению нового, более эффективного типа фотосинтеза – C_4 . Как указывают E.J. Edwards и ее коллеги (Edwards et al., 2010), анцестральный C_3 -тип развивался в атмосфере, богатой CO_2 , но уменьшение его содержания около 30 млн лет назад снизило эффективность фотосинтеза у многих наземных растений, особенно в условиях дефицита воды и высоких температур. Это привело к возникновению C_4 -типа фотосинтеза.

Ископаемые листья с «хлоридоидным» строением проводящих пучков, которое характерно для злаков с C_4 -типом фотосинтеза, были обнаружены J.R. Thomasson с коллегами (Thomasson et al., 1986) в позднем миоценовых отложениях. Радиоуглеродный анализ погребенных почв (Cerling et al., 1997) показал, что массовое появление C_4 -злаков, которые ныне составляют около половины всех видов семейства, случилось в миоцене, около 15 млн лет назад. В течение последующих 7–10 млн лет они уже были распространены по всему свету, значительно потеснив злаки с C_3 -типом (Sage et al., 1999; Edwards et al., 2010). Экосистемы с преобладанием C_4 существенно изменили биосферу. Что касается времени возникновения C_4 - типа фотосинтеза, то B.F. Jacobs et al. (2009) отмечают, что это пока неизвестно. С.Р. Osborn и D.J. Beerling (2006) полагают, что его биохимические предпосылки могли возникнуть еще в пермо-карбоне. Е.А. Kellogg (2000) предположила, что этот тип фотосинтеза мог возникнуть в нескольких ветвях независимо, а E.J. Edwards и ее коллеги (Edwards et al., 2010) установили, что C_4 -тип фотосинтеза действительно возникал независимо в 48 линиях.

Внедрение в практику исследований фитолитов злаков и использование ископаемых фитолитов наряду с пыльцой в палеоботанических исследованиях (Piperno, 2006) открыли новые возможности и внесли коррективы в представления о времени и месте происхождения злаков. Как известно, фитолиты, обладая особой морфологической специфичностью, присущей отдельным таксонам, могут служить более надежными палеонтологическими остатками для реконструкции эволюционных процессов, чем пыльца, которая не отличается разнообразием строения и, в общем, выглядит почти одинаково у всех злаков.

V. Prasad с коллегами (Prasad et al., 2005), изучившие на территории Индии фитолиты, извлеченные из копролитов динозавров, датируемых маастрихтским ярусом верхнего мела, убедительно доказали, что к тому времени злаки не только образовались, но и уже были хорошо дифференцированы. ВЕР-клада к указанному времени была уже в основном обособлена, и это произошло много раньше, чем считалось до этого, на основании ископаемых остатков и «молекулярных часов». Как отмечают D.B. Piperno и H.D. Sues (2005), клада PACCAD тоже могла быть уже представлена, но это утверждение не бесспорно из-за морфологического сходства ее фитолитов с фитолитами базальных *Pooideae*.

Проведенные исследования дали основания предполагать, что различные субклады *Poaceae* к позднему мелу уже были распространены на территории Гондваны. Однако это не означает, что злаки или какая-то их субклада произошли на территории Гондваны – первоначальная диверсификация современных линий развития могла иметь место в Индии, на другом гондванском континенте или в Северном полушарии. Тем не менее V. Prasad с коллегами постулируют, что злаки, относящиеся к ВЕР- и PACCAD-кладам, к тому времени, когда Индия утратила свою биогеографическую связь с Гондваной (около 80 млн лет назад), уже были распространены по меньшей мере на части территории Гондваны (Prasad et al., 2005).

Исследования, проведенные T.R. Hodkinson и Y. Boushenak-Khelladi с коллегами (Hodkinson et al., 2007; Boushenak-Khelladi et al., 2008, 2010a), основанные на молекулярно-генетическом анализе и методе биогеографических реконструкций, предложенном К. Bremer (1992), позволили предположить, что дивергенция наиболее рано отделившихся групп – *Anomochloeideae* и *Pharoideae* – произошла соответственно 53–86 млн лет назад и 55–83 млн лет назад, в позднем мелу. Образование главного узла оставшихся групп имело место 50–55 млн лет назад, в раннем эоцене. При этом подсемейства *Pooideae* и *Bambusoideae* отделились соответственно около 35.5 и 32 млн лет назад, в раннем олигоцене. Эти исследования подтвердили ранее высказанные гипотезы о гондванском происхождении злаков, причем их анцест-

ральной территорией была названа Африка (Boushenak-Khelladi et al., 2010a). Также в Африке предположительно возник и C_4 -тип фотосинтеза, по крайней мере у *Chloridoideae*, и произошло это скорее всего около 30 млн лет назад в эоцене (Boushenak-Khelladi et al., 2010b).

Таким образом, к настоящему времени стало ясно, что злаки образовались раньше, чем считалось, и к концу мела, в Маастрихтском ярусе, уже были сформированы не только наиболее древние подсемейства, но и клада ВЕР, включающая злаки с C_3 -типом фотосинтеза, в том числе и *Pooideae*. Вторая большая клада – РАССАД, куда входят многие подсемейства злаков с C_4 -типом фотосинтеза, тоже могла быть уже дифференцирована. Наиболее древними из ныне живущих злаков признаны *Anomochloeideae* и *Pharoideae*, обитающие в тропиках. Семейство имеет предположительно гондванское происхождение, анцестральной территорией с большой долей вероятности может быть Африка. Что касается условий, в которых возникли злаки, в настоящее время трудно судить, были ли это тенистые леса, или их опушки, или болотистые неудобья равнин, или какие-то открытые горные пространства. Идея Н.Н. Цвелева о происхождении злаков в верхнем горном поясе, расположенном выше границы леса, не содержит ничего необычного. Гипотеза горного происхождения покрытосеменных была высказана по меньшей мере в сороковые годы (Вахрамеев, 1947, 1952; Arnold, 1947) и поддержана многими исследователями (Тахтаджян, 1948, 1970a; Nemejc, 1956; Axelrod, 1952, 1960, 1961). А. Saint-Yves еще в тридцатом году высказал предположение о высокогорном происхождении овсяниц (Saint-Yves, 1930). По крайней мере, в настоящее время вполне допускается, что злаки, относящиеся к подсемейству *Pooideae*, могли возникнуть в тропических горах, а затем распространиться на равнинах с прохладным и умеренным климатом (Campbell, on line).

6.2. Существующие гипотезы о формировании рода *Poa*

Данных о вероятном центре происхождения рода *Poa* пока нет, однако многие исследователи склоняются к мысли, что род произошел на территории Евразии. Об этом говорит тот факт, что именно на этой территории сосредоточено большинство видов мятликов и представлено большинство секций (Hartley, 1961, 1973; Цвелев, 1976a; Пробатова, 1993; Cross, 1980 и др.). При этом из 11 секций, у которых известны диплоиды, 7 сосредоточено в Евразии. R.J. Soreng (1990) на основе сопоставления классических методов систематики с молекулярно-генетическими данными также подтвердил это предположение. Кроме того, им было высказано и обосновано предположение, что по меньшей мере 6 групп видов мятликов независимо проникли на территорию Северной Америки, из них 2 позднее продвинулись в Южную Америку и одна – далее, в Австралию и Новую Зеландию.

В настоящее время род *Poa* – один из крупнейших родов злаков, виды которого распространены на всех континентах, но приурочены в основном к районам с холодным и умеренным климатом. Мятлики очень редки или вообще отсутствуют в тропических областях (Hartley, 1961, 1973; Cross, 1980; Soreng, 1990). В Кении, к примеру, произрастает всего 3 вида *Poa*, которые обитают на высоте около 2 тыс. м над у. м., в то время как во флорах Аляски, Исландии, Камчатки и высокогорий Памира мятлики составляют более значительную часть травянистых растений. Немало мятликов приводится для флоры Австралии (Vickery, 1970). N. Polunin (1959) приводит для арктической области 14 видов *Poa* (с мелкими видами и исключая *Aristopoa* – 30), Н.Н. Цвелев (1964) только для арктической области бывшего СССР приводит 30 видов. Центр современного видового разнообразия мятликов находится предположительно в горах Центральной Азии (Овчинников, Чукавина, 1957) и Ги-

малаев (Bor, 1952, 1960), где произрастает около 25 % известных видов *Poa*. Автор последней обработки рода для Гималаев K.R. Rajbhandari (1991) приводит для этой небольшой территории 52 вида, лишь немногим меньше, чем произрастает на огромной территории Сибири. W. Hartley (1961) предполагал возможность существования основного центра видового многообразия *Poa* в горных районах Северного Пакистана, Индии, Бирмы, юга СССР и Монголии. Тем не менее, учитывая имеющиеся гипотезы о происхождении злаков в целом, очень маловероятно, что эта территория является первичным центром. Принимая во внимание гондванское происхождение злаков в целом и высокое содержание мятликов во флорах Южной Америки, Австралии, Новой Зеландии и Евразии, а также изменившиеся представления о времени происхождения и дифференциации злаков, можно предполагать существование неких примитивных предковых форм, давших начало мятликам, уже в эоцен-олигоцене, до полного расхождения Южной Америки и Австралии (Mc Longhlin, 2001). При этом мятлики, как остальные представители подсемейства *Pooideae*, распространенного в умеренном климате, могли возникнуть в тропических горах, а затем спуститься на равнины.

Н.Н. Цвелев (1974б) принимает высокогорное происхождение рода *Poa*, причем как морфологические черты и современное распространение рода в целом, так и экологическая приуроченность диплоидных видов свидетельствуют в пользу этой гипотезы. Согласно гипотезе Н.Н. Цвелева (1974б), возникнув в относительных высокогорьях, мятлики постепенно стали осваивать все новые экологические ниши, освобождающиеся вследствие изреживания древесной растительности и смещения границы леса. Некоторые формы проникли под полог лесов и приобрели там специфические черты, присущие лесным растениям: вытянутые междоузлия, вынесенные кверху листья, катафиллы, которые имеют листовое происхождение и, следовательно, вторичны. С ухудшением климатических условий и смещением границы леса часть видов спустилась вниз по долинам рек и каменистым склонам, часть развивалась и дифференцировалась под пологом леса, а часть осталась в высокогорьях, дав там целый ряд новых форм. Однако пик видообразования пришелся на эпоху плейстоцена.

6.3. Географические и климатические условия, существовавшие на территории Голарктики в кайнозое

Обсуждению вопроса о формировании секций и отдельных видов *Poa* необходимо предпослать характеристику условий, при которых все эти события могли происходить, а поскольку род мятлик обособился не ранее олигоцена—миоцена, начать целесообразно с третичного времени.

Процесс разделения Лавразии и Гондваны на существующие континенты к концу мелового периода в целом завершился (Синицын, 1962), но конфигурация евразийского континента существенно отличалась от современной. Собственно, до начала второй половины олигоцена Евразия как единый континент еще не существовала, европейская и азиатская части были разделены обширным морем (Синицын, 1965). Палеогеновая Азия существенно отличалась от современной и по очертаниям, и по рельефу. Большая часть Средней Азии находилась под Тетисом, который простирался до Гималаев. Почти вся Западно-Сибирская равнина была покрыта Тургайским проливом, соединявшим Тетис и Северный океан. В.М. Синицын (1965) указывает, что уже к началу мелового периода Азия отличалась сложным и разнородным, хотя и сглаженным рельефом, и что орографические комплексы палеогеновой Азии по общей конфигурации и направленности совпадали с современными.

В меловой период и приблизительно до позднего миоцена Северо-Восточная Азия соединялась с Северо-Западной Америкой посредством Берингийской суши или Берингийского моста, который вновь восстановился в плиоцене, но в позднем плиоцене опять был затоплен. В плейстоцене этот мост периодически затоплялся и восстанавливался и, наконец, к началу голоцена закрылся окончательно (Hultén, 1937; Hopkins, 1967, 1972). В целом же к началу неогена азиатский материк стал приобретать современные очертания.

Предположительно в конце эоцена – начале олигоцена присоединение Индии к азиатскому матерiku послужило причиной мощных горообразовательных процессов, существенно изменивших рельеф континента. Образовались крупная горная система Ангариды, протянувшаяся от Верхоянья до Тянь-Шаня, Альпийско-Гималайский горный пояс (Ушаков, Ясаманов, 1984). По другим данным (Тао, 1984; Li et al., 1984, цит. по: Кожевников, 1997), в позднем миоцене Гималаи только стали подниматься.

Произошедшие в неогене мощные тектонические движения сильно изменили облик Азии: возрос общий гипсометрический уровень, рельеф стал более контрастным, резко увеличилась амплитуда ее высот.

Климат в меловом периоде, согласно данным палеоклиматологов, на значительной части континента был равномерно-влажный тропический, но уже в это время он был заметно дифференцирован по зонам (Ушаков, Ясаманов, 1984). В третичное же время климатическая зональность обозначилась еще более резко. Палинологические исследования (Гричук М.П., 1961; Гитерман, 1968) показали, что и в отдаленные времена климат Восточной Сибири был более суровым и континентальным, чем климат Западной Сибири.

В.М. Сеницын (1962, 1965) и Н.А. Ясаманов (1978, 1985) реконструировали для палеоцена влажный тропический климат в США, Западной, Центральной и Южной Европе, на северо-западе Азии и в Китае, субтропический – на севере США, в Западной Сибири, центральных и южных районах Восточной Сибири, в Забайкалье и в Северном Китае. На юге Западной Сибири, в Северном и Южном Казахстане и в Монголии климат в то время был аридным. При этом отмечается, что аридный климат того времени отличался относительно слабой засушливостью. К концу палеоцена на территории Северной Америки и северо-востока Азии климат сменился на умеренный при значительной влажности. В эоцене на северо-востоке Азии и северо-западе Америки уже установился умеренно холодный климат. Поскольку Северный полюс в это время находился в Тихом океане, приполярная область не захватывала сушу. В течение палеогена на большей части Западной Сибири и Северной Америки климат был субтропическим, затем сменился на теплоумеренный, а в Средней и Южной Европе и на юге Северной Америки приближался к тропическому. По мере перемещения полюса происходило общее похолодание и сдвиг климатических зон (Сеницын, 1962, 1965, 1967). К концу олигоцена, по данным Н.А. Ясаманова (1985), на значительной территории северо-востока Азии климат сменился на умереннохолодный, зона умеренного климата охватила большую часть среднего пояса Азии и Восточной Европы, субтропический пояс значительно сократился.

Произошедшие в неогене изменения рельефа привели к существенным переменам климата – поднявшиеся горы значительно повлияли на циркуляцию атмосферы, и это обусловило перераспределение осадков. В то же время на поднявшихся центральноазиатских плато уменьшившееся атмосферное давление привело к увеличению испарения, что усилило аридизацию климата Центральной Азии (Сеницын, 1965). В неогене отмечаются три основные тенденции в изменении климата: прогрессирующее похолодание, обострение температурных контрастов между высокими и низкими широтами, обособление и преобладание континентальных климатов

(Синицын, 1965; Ясаманов, 1985). В результате усилившегося похолодания на северо-востоке Азии в середине миоцена сформировался альпийский пояс (Бискэ, 1975; Бискэ, Баранова, 1976; Баранова, Бискэ, 1979 и др.). Усилившееся похолодание привело к образованию альпийского пояса, который по реконструкции С.Ф. Бискэ и Ю.П. Барановой (Бискэ, 1975; Бискэ, Баранова, 1976; Баранова, Бискэ, 1979 и др.) появился на северо-востоке Азии в позднем миоцене. Ю.П. Кожевников (1997) отмечает, что в высоких горах Аляски ледниковый покров образовался уже в середине миоцена (Эндрюс, 1982, цит. по: Кожевников, 1997).

К концу плиоцена, согласно реконструкциям палеоклиматологов, на обширных территориях Северной Америки, Западной и Восточной Сибири и северо-востока Азии уже господствовал умеренно холодный климат. В целом же в течение плиоцена происходило неуклонное ухудшение климатических условий и границы климатических зон смещались к экватору. Усилившееся похолодание в конце плиоцена привело к появлению горных ледников и даже небольших покровных оледенений на севере полушария (Гросвальд, 1983).

В плейстоцене периоды оледенения чередовались с периодами временного потепления и отступления ледников. При этом каждая ледниковая эпоха может быть разделена на две стадии – криогидротическую, с холодным и влажным климатом, относящуюся к первой половине оледенения, и криоксеротическую, относящуюся ко второй фазе оледенения, с климатом холодным и сухим. По этой же схеме межледниковья подразделялись на теплую и сухую термоксерическую стадию и теплую и влажную термогигрическую стадию (Гричук, 1961). Для Евразии и Северной Америки отмечается четырехкратное оледенение, при этом наиболее сильным считается последнее, когда ледниковый щит покрывал большую часть Европы, Северной Америки и северо-запад Сибири, включая Таймыр (Blinnikov et al., 2001). Благодаря близости Атлантического океана и вследствие этого высокой влажности в европейской части континента ледник спускался значительно южнее, чем в Сибири, достигая, по данным Н.А. Ясаманова (1985), в среднем 57° с.ш. Реконструкции палеогеографов (Гросвальд, 1988; Гросвальд, Глазовский, 1988) показывают, что мощный ледник, состоящий из трех отдельных щитов, охватывал всю северную часть материка, достигая в Западной Сибири 62° с.ш. и в Восточной Сибири – 70° с.ш. При этом у южных оконечностей ледника формировались довольно крупные пресные водоемы, способствовавшие некоторому смягчению климата: Мансийский, покрывавший почти всю Западно-Сибирскую равнину, Енисейский, Лено-Вилуйский и Витимский (Архипов и др., 1977). Поскольку климат северо-восточной оконечности материка отличался большей сухостью, там не было такого мощного оледенения, как в Европе и даже в Западной Сибири. Для северо-востока азиатского материка В.М. Синицын (1962) указывает только отдельные местные центры оледенения, главным образом на Анабарском массиве и Вилуйском плато, а также скопления неподвижных фирнов.

Наряду с равнинным оледенением усилилось начавшееся в плиоцене оледенение гор Альпийско-Гималайского комплекса и Ангарида. При этом происходило полное оледенение горных систем северо-востока Азии, Анадырского и Станового нагорий, Саян (Гросвальд, 1988) и Алтая (Бутвиловский, 1992; Рудой, 1995). На Кузнецком Алатау предполагается лишь частичное оледенение (Шпинь, 1980).

Появление материковых ледников и глобальное похолодание климата повлекли за собой изменения климатической зональности. Сильно расширились пояса арктического и антарктического климатов. Пояса умеренного, субтропического и тропического климатов существенно сузились и переместились в низкие широты. При этом сильно уменьшилось количество атмосферных осадков (Ясаманов, 1985). Это обстоятельство, а также сухие и холодные ветры, зарождавшиеся над центрами лед-

никового покрова, способствовали установлению континентального режима даже вблизи ледников, где нередко холод сопровождался значительной сухостью. При отступлении и стаивании основной массы ледника в межледниковые эпохи климат становился умеренным.

В течение голоцена также происходили заметные изменения климата – холодные периоды неоднократно сменялись умеренным и теплым, а влажные – сухими, при этом в позднем голоцене климат вновь ухудшился (Гросвальд и др., 1985; Никольская и др., 1980). Тем не менее в целом этот этап рассматривается как теплый, термический по сравнению с криотическим, господствующим в ледниковье (Хотинский, 1977). Климатологи (Хотинский, 1977; Хотинский и др., 1979) на территории Азии для голоцена выделяют три типа динамики климата. Для Сибири реконструируется континентальный тип с двумя термическими максимумами и гидротической фазой в бореальном и атлантическом периодах. При этом отмечаются две особенности сибирского региона: в бореальном периоде, в то время как в атлантико-континентальных и океанических районах климат был сравнительно прохладный и сухой (Русская равнина) или сухой и теплый (тихоокеанские окраины России), в Сибири наблюдалось увеличение влажности и потепление. И, напротив, во второй половине голоцена увеличение влажности в океанических областях севера Евразии сопровождалось уменьшением влажности в Сибири.

6.4. Изменения растительного покрова в кайнозое

Сибирь занимает огромную территорию, разные ее части имеют и разный возраст, и разную историю развития, находятся в разных климатических условиях, поэтому и растительный покров этих территорий развивался по-разному. Растительность Восточной Сибири имеет более долгую историю, так как эта территория геологически более древняя, в то время как территория современной Западной Сибири еще в третичном периоде, приблизительно до конца олигоцена, почти вся была покрыта водой Тургайского пролива (Синицын, 1962).

Уже во второй половине юры палеоклиматологи отмечают дифференциацию климата, которая повлекла за собой образование различных растительных зон. Как уже отмечалось, в начале кайнозоя преобладал субтропический климат, который позволял сосуществовать самым разнообразным растительным сообществам. К началу палеоцена уже хорошо обозначились растительные зоны – субтропические саванны, вечнозеленые и листопадные леса (Синицын, 1965).

А.Н. Криштофович (1930, 1936) указывал, что палеоценовые третичные лесные флоры – гелинденская вечнозеленая и гренландская листопадная – явились непосредственным продолжением меловой и образовались на ее базе в результате похолодания. В начале палеогена по всей Ангариде, включая ее арктическую часть, была распространена богатая гренландская флора, в составе которой еще присутствовали некоторые позднемеловые элементы. Хотя эти леса и были богаты хвойными породами, отдельной формации хвойной тайги тогда еще не существовало. На плакорах Сибирской платформы и юга Западно-Сибирской равнины леса приобретали парковый характер и чередовались с саваннами (Синицын, 1965). Заболоченные берега Западно-Сибирского моря были заняты лесами из таксоидия и ниссы, на аллювиальных равнинах внутриконтинентальных впадин произрастали дубовые леса, а на водоразделах – парковые леса и саванны из вечнозеленых деревьев по большей части с кожистыми листьями.

Саванны со слабо развитым и разреженным растительным покровом получили развитие южнее Сибири, в местах, где отмечался аридный климат (Синицын, 1965,

1980). В зависимости от климата различались пустынные саванны, умеренно сухие саванны и относительно влажные саванны. Р.В. Камелин (Лавренко, Камелин, 1988) предполагает, что в Центральной Азии на рубеже мела и палеогена уже существовали не только палеосаванны, теплоумеренные и субтропические леса, но и континентальные пустыни.

В олигоцене, с дальнейшим похолоданием климата, на базе гелинденской и гренландской флор сформировались соответственно полтавская и тургайская флоры. Последняя была широко распространена не только в Сибири, но и по всему теплоумеренному поясу. В это время начинает проявляться зональная дифференциация тургайской флоры – обогащение холодостойкими породами в самых северных районах арктической Сибири и появление ксерофильных форм в соседстве с аридной областью.

К началу олигоцена, с изменением субтропического климата на относительно более влажный и менее теплый теплоумеренный климат, на значительной части территории продолжилось распространение тургайских хвойно-широколиственных лесов в нижние пояса гор и в более низкие широты. Флора же в целом под влиянием постепенного похолодания обеднялась. В конце олигоцена широколиственные тургайские леса уже занимали обширные пространства в умеренной полосе восточной части материка, практически вытеснив с территории Сибири теплолюбивую полтавскую флору, и продолжали теснить ее на территории с более благоприятным климатом.

Усиление аридности климата в средней части материка привело к расширению зоны саванн и тропических ксерофильных редколесий (Синицын, 1980), а похолодание – к их значительному обеднению в северной части.

В миоцене происходит дифференциация тургайских хвойно-широколиственных лесов на три зоны (с севера на юг): а) преимущественно хвойные леса – ель, пихта, лиственница, кедр с примесью лиственных пород – береза, граб, бук, лапина, орех, вяз; б) хвойно-широколиственные леса с теплолюбивыми породами – секвойя, таксодиум, дуб, каштан, падуб; в) зона преимущественно широколиственных лесов богатого состава со значительным травянистым покровом – злаки, лютиковые, розоцветные (Крылов, 1957). К концу миоцена полтавская флора почти повсеместно сменилась тургайской, занявшей господствующее положение в умеренной зоне (Клеопов, 1941; Баранов, 1954; Бискэ, Баранова, 1976).

В это же время начался процесс замещения саванн их бореальными аналогами – степями, которые скоро заняли огромные пространства (Синицын, 1965, 1980; Малышев, Пешкова, 1984). На протяжении миоцена степи все более иссушались и в наиболее аридных местах превратились в полупустыни. В горах Южной Сибири началась высотная дифференциация растительности. В верхнем поясе гор развивались хвойные леса, а предгорья и нижний пояс были заняты широколиственными лесами. Согласно реконструкции Г.А. Пешковой (Малышев, Пешкова, 1984), в межгорных котловинах континентальной части Сибири сохранились участки обедненных палеогеновых пустынь. Между сохраняющимися участками пустынь и хвойно-широколиственными лесами существовала полоса переходной растительности саванн и прерий – заросли ксерофильных жестких кустарников. В этой полосе шел процесс вычленения из состава неморальной тургайской флоры наиболее ксерофильных элементов (Малышев, Пешкова, 1984).

Согласно реконструкции В.М. Синицына (1962), на территории Западной Сибири в неогене флора тоже уже не была однородной. В миоцене темнохвойные леса с примесью широколиственных пород преобладали только в северной части Западной Сибири, к югу они сменялись широколиственными, в основном буково-гикориевыми лесами, южнее переходящими в лесостепи. П.И. Дорофеев (1963) высказал предположение, что преобладающую роль в составе растительности данного периода на территории Западной Сибири играли листопадно-широколиственные

леса, занимающие водоразделы и склоны речных долин. Наиболее возвышенные участки были заняты темнохвойными лесами, которые, по мнению А.И. Толмачева (1954), имеют древний возраст и в южных районах Сибири развивались автохтонно, наряду с широколиственными лесами тургайского типа. Долины рек и пониженные места были заняты зарослями орешника, ольхи, грецкого ореха, ив и метасеквойи. В южной части Западно-Сибирской равнины доминирующее положение приобрели пихтово-елово-кедровые леса с примесью широколиственных пород. Однако уже в среднем миоцене началось постепенное обеднение и вытеснение олигоценовой тургайской флоры. Оно продолжалось до позднего миоцена, когда произошел ее полный распад и замена на более ксерофильные бореальные формации (Волкова, 1971; Волкова, Попова, 1975).

По мнению М.В. Синицына (1962), появление на юге Западной Сибири открытых безлесных пространств, занятых луговыми и степными фитоценозами, датируется неогеном. Со второй половины миоцена степная зона на юге Западно-Сибирской равнины быстро расширяется, леса реденут и распадаются на отдельные массивы среди степного ландшафта. В.П. Гричук (1982) предполагает, что вытеснение тургайских лесов на территории Западной Сибири началось в позднем миоцене и к началу плейстоцена древесная растительность сохранилась на положении реликтов лишь в горах, окружающих Западно-Сибирскую равнину, и по долинам рек. В целом же к концу миоцена на территории Западной Сибири произошло существенное сокращение площади лесов (Положий, Крапивкина, 1985).

В плиоцене, с дальнейшим похолоданием, север Сибири стал покрываться хвойной тайгой. На большей части Сибири, по данным палинологов, преобладали темнохвойные леса из елей, пихт, сосен, тсуги с участием дуба, граба, липы, вяза, ореха, кленов, орешника, березы, тополей, осины, ив, при этом лиственные леса были в основном приурочены к долинам. Теплолюбивые хвойные и широколиственные породы постепенно вытеснялись холодостойкими бореальными видами (Синицын, 1962). Листопадные тургайские леса, обедненные остатки которых сохранились в настоящее время на Дальнем Востоке (российское Приамурье и Приморье, Китай, Япония) и в Закавказье, замещались бореальными лесами, и к концу третичного периода они остались только на юге и востоке (Криштофович, 1946, 1958; Крашенинников, 1946, 1958; Сочава, 1946; Федоров, 1952, 1958 и др).

С дальнейшим ухудшением климата роль древесных пород на территории Сибири уменьшается, открытые злаковые сообщества получают дальнейшее распространение. В плиоцене их площади значительно увеличились в широтном направлении. Прерии и полусаванны протягивались широкой полосой по равнинам от нижнего течения Дуная через Европу и Западную Сибирь до Енисея. К востоку от Енисея полоса ксерофильной травянистой растительности изменяла направление на северо-восточное и занимала предгорные части и впадины вдоль северо-западных макросклонов Алтае-Ангарской горной страны и достигала не только центральной части Якутии (Караваев, 1963; Пешкова, 1972б, Малышев, Пешкова, 1984), но и, по мнению Ю.П. Кожевникова (1997), доходила до Берингии. Берингия во второй половине позднего плиоцена представляла собой настолько широкий «коридор», что в нем была ясно выражена зональность и присутствовали остепненные ландшафты с лиственницей. Через Берингию азиатские степи связывались с североамериканскими, возникшими в плиоцене (Axelrod, 1985). По этому степному коридору осуществлялась миграция на американский континент настоящих степняков, таких как *Stipa*, *Chamaerhodos erecta* и др. (Кожевников, 1996).

В целом на протяжении плиоцена общая тенденция развития флоры осталась прежней – похолодание вело к неуклонному обеднению флоры, выпадению из ее

состава наиболее теплолюбивых видов, а продолжающееся увеличение сухости климата – к расширению полусаванн и прерий (Мальшев, Пешкова, 1984).

Растительность Алтае-Ангарской страны, по мнению Г.А. Пешковой (Мальшев, Пешкова, 1984), в плиоцене была в равной мере представлена как ксерофильными, так и мезофильными сообществами. В нижнем горном поясе были широко развиты открытые полупустыни, прерии и полусаванны, в среднем поясе они уступали лесам, сложенным широколиственными породами, а верхний горный пояс занимали травянистые сообщества – высокотравье, луговые злаковники, петрофильные тимьянники и трагакантники, здесь формировались холодостойкие для того времени травянистые сообщества, приближающиеся по своему составу к современным бореальным степям. При этом горные условия в пределах теплоумеренной зоны способствовали развитию сообществ бореального типа, в целом же продолжалось обеднение флоры, выпадение из ее состава наиболее термофильных видов и появление более холодостойких. Нарастающая сухость климата способствовала расширению полусаванн и прерий, эта ксерофитизация растительного покрова продолжилась и в эоплейстоцене. Открытые ксерофильные сообщества расширили свои площади, плиоценовые полусаванны и прерии уступили место спускающимся с высокогорий континентальной Евразии бореальным степям (Мальшев, Пешкова, 1984).

На юге Западной Сибири в это время отмечается вызванная нарастающей сухостью смена лесных формаций лесостепными, происходит дальнейшее вытеснение третичных элементов флоры (Волкова, 1966).

К началу последнего из геологических периодов – четвертичного – на территории Сибири были заложены основы современных типов растительности (Нащокин, 1975). В четвертичном периоде с подъемом основных горных систем в основном оформилась флора высокогорий Южной Сибири (Толмачев, 1958, 1960; Мальшев, 1965а, б; Красноборов, 1976; Седельников, 1979; Ревушкин, 1988), формирование которой началось ранее на базе представителей местной лесной флоры, существующей в горах с конца третичного времени.

На протяжении плейстоцена оледенения периодически сменялись потеплениями климата. Тогда уцелевшие растения, оттесненные ледником в убежища, расширяли свои ареалы, а при очередном наступлении ледника шел обратный процесс сокращения и дизъюнкции ареалов, нередко заканчивающийся полным вымиранием.

Наступление ледникового периода сопровождалось резким похолоданием, в результате чего в приледниковой полосе произошло сильное обеднение флоры – вымерли не только теплолюбивые растения, но и более приспособленные к изменениям условий древесные породы. Широколиственные леса гор Южной Сибири были уничтожены, остался только небольшой, сохранившийся до наших дней рефугиум в горах Кузнецкого Алатау, где, как отмечают специалисты, сплошного оледенения не было. По мнению В.М. Синицына (1962), в это время склоны гор Южной Сибири в нижней части были покрыты таежными лесами, по составу близкими к современным. Выше размещалась тундра с карликовой березкой и ивой. Подгорные равнины, на которые ледники не распространялись, представляли собой холодную лесостепь.

На приледниковых равнинах сформировались сообщества холодостойких растений. Б.А. Тихомиров (1962) предполагает, что в разные фазы оледенения в перигляциальной зоне формировались перигляциальные тундры с обилием болот и болотистых группировок. М.П. и В.П. Гричук (1960) считают, что флора, близкая к перигляциальной, сложилась на северо-востоке Азии еще до ее широкого распространения в ледниковые эпохи. Об этом свидетельствует ее более длительное господство в Восточной Якутии (Попова, 1955; Гитерман, 1968). Холодные и сухие ветры в приледниковых областях во время криоксерических фаз способствовали увеличению числа степных видов в местных флорах (Гричук М.П., 1961; Iversen,

1973; Гричук В.П., 1982). В.В. Ревердатто (1940, 1960 и др.) предполагал наличие в перигляциальной зоне своеобразных растительных сообществ типа тундростепей, в которых были представлены оттесненные с гор высокогорные виды; арктические виды; виды, обитавшие здесь ранее; виды, мигрировавшие из ксерофильных сообществ, а также обосновал достоверность существовавшей в плейстоцене зоны тундростепей и тундролесостепей. Б.А. Юрцев (1968, 1986), разделяя представления большинства палеонтологов о так называемом тундростепном характере растительности в холодно-сухие фазы ледниковых эпох, обратил внимание на внутреннюю неоднородность тундростепных ландшафтов и предположил, что они представляли собой мозаику из степных, тундровых и иных сообществ. По мнению Б.А. Юрцева (1977, 1981), существующие в настоящее время в чукотской тундре степные сообщества являются реликтами тундростепей холодно-сухих эпох плейстоцена. По его мнению, в плиоцене степные ландшафты по глубинным территориям Азии распространялись на север до Берингии. Их отголоском являются современные реликтовые степи в бассейнах рек Яны и Индигирки. Ю.П. Кожевников (1982, 1989), однако, замечает, что эти изреженные сообщества, дающие ничтожную фитомассу и в связи с этим не играющие существенной роли в почвообразовательном процессе, нельзя называть степными, а правильнее называть степоидными. Кроме того, он уточняет, что арктической растительности в современном понимании в то время не существовало, адаптации к суровым условиям происходили в альпийском поясе горных систем, поэтому перигляциальные флоры не могли включать арктические элементы.

Исследования, проведенные при помощи спорово-пыльцевого анализа (Марков и др., 1961), показали, что в эпоху максимального оледенения господство темнохвойных пород сохранилось лишь на значительном удалении от ледника, на юге и востоке.

Наступившее в плейстоцене оледенение привело к широкомасштабным изменениям в растительном покрове Сибири, однако, как показали многочисленные исследования, изменения растительности в Западной и Восточной Сибири, при несомненном наличии общих черт, существенно различались между собой. В Западной Сибири, как и в Европе, вследствие большей влажности образовался довольно мощный ледниковый покров, который уже сам по себе стал значительным фактором ухудшения климата. В Восточной Сибири из-за высокой континентальности климата ледники развивались незначительно и не столь существенно влияли на растительный покров (Гричук М.П., 1961). Как полагает М.В. Синицын (1965), впадины Байкальской группы ледниками не заполнялись, в период оледенения здесь существовали горно-таежные и котловинно-степные ландшафты. Тем не менее в Восточной Сибири в течение плейстоцена постепенно исчезли хвойно-широколиственные леса и полусаванны, формировавшие в эоплейстоцене нижние пояса растительности. В высокогорном поясе начали формироваться новые сообщества ксерофильной и мезофильной лесной растительности.

Плейстоценовые открытые ландшафты периодов потепления в Восточной Сибири представляли собой сочетание степей южного облика с участками лесов и полупустынных группировок. По прогреваемым горным склонам создавались возможности контактов между степными и высокогорными сообществами и обогащение степных флор за счет сниженных альпийцев (Малышев, Пешкова, 1984). Периоды похолодания сопровождалось увеличением площадей лесных сообществ и сокращением степных. К концу плейстоцена от зональных степей на севере Якутии остались лишь отдельные острова. Так как условия климата, сложившегося с конца плейстоцена, не благоприятствовали сохранению степных ландшафтов, а все большее похолодание вело к расширению лесов, сплошная полоса лесостепи, простиравшаяся

в конце плейстоцена между степями Забайкалья, Прибайкалья и Якутией, была разобщена на отдельные, сокращающие площади, степные острова. В целом же Г.А. Пешкова предполагает, что плейстоценовое похолодание, даже сопровождавшееся горным оледенением, в Восточной Сибири не было столь катастрофичным, как принято считать, поэтому резких опустошительных изменений флоры, подобных европейским (Taberlet et al., 1998; Brochman et al., 2003), здесь не произошло. Неуклонное, но размеренное похолодание климата способствовало ее постепенному преобразованию (Малышев, Пешкова, 1984).

Растительность Приенисейской Сибири во время плейстоцена также претерпела существенные изменения. С развитием материкового оледенения в северной части территории лесная растительность подверглась почти полному уничтожению. Вдоль края ледника шла полоса крайне обедненной растительности, напоминающая полигональные тундры Крайнего Севера, южнее располагались тундростепи и тундролесостепи, где сосуществовали спустившиеся с гор высокогорные виды, обитавшие здесь ранее болотные виды и виды-ксерофиты (Ревердатто, 1934а, 1960 и др.; Положий, 1964б, 1965а, б, 1972). В горах на юге региона из-за повторяющихся оледенений неоднократно сменялись границы вертикальных поясов, однако благодаря сложному и разнообразному рельефу в естественных убежищах сохранились острова лесной растительности, которые после отступления ледников послужили центрами восстановления лесов. Внеледниковая область (среднее течение Енисея) непосредственного влияния ледника не испытала, однако в условиях сухого континентального климата здесь образовалось подземное оледенение. Это способствовало развитию тундростепей, а лесная растительность сохранилась в виде участков редколесий, и, по-видимому, довольно значительные площади лесов таежного типа остались только в защищенных от северных ветров горных долинах (Нащокин, 1975).

В Западной Сибири растительность в ледниковые эпохи была особой, не сходной с современной, в ее формировании принимали участие сниженные альпийцы, холодовыносливые виды и степные ксерофиты (Сукачев, 1938; Ревердатто, 1940; Лавренко, 1946, 1981; Гричук М.П., 1961 и др.). В конце перехода к самаровской эпохе (максимально влажное время) темнохвойная тайга перестала существовать как самостоятельная широтная зона, остались только долинные еловые и елово-кедровые леса. В это время расширились площади болот, озерами и болотами были заняты обширные пространства в перигляциальной зоне. Ареалы некоторых арктических растений сместились к югу. Севернее Ханты-Мансийска размещалась зона лесотундр.

Новая ксерофитизация растительности, имевшая место в плейстоцене, привела к дальнейшей экспансии степей, которые были широко развиты на плакорах, при этом в западной части преобладали полынно-маревые, а в юго-восточной – разнотравно-злаковые. Северная граница степей на территории Западной Сибири в это время проходила на 6° севернее современной. По мнению В.П. Гричук (1982), распространение и ориентация степной зоны свидетельствуют о том, что в начале четвертичного периода степи мигрировали на территорию Западной Сибири из Восточного Казахстана, где в конце третичного периода они были широко распространены. Продвижению степей к востоку до некоторой степени способствовало общее похолодание и промерзание, а в дальнейшем – континентализация климата и уменьшение осадков, в результате чего произошло изреживание лесов. Открытые пространства, занятые вначале кустарниками, болотами и лугово-разнотравными формациями, вышедшими из-под полога лесов, постепенно превращались в степи. К востоку степная зона постепенно сужалась, и в предгорьях Саян господствовала уже лесостепь с сосновыми борами.

Основным итогом оледенения явилось, во-первых, массовое образование дизъюнктивных ареалов, нередко реликтового характера, а во-вторых, арктоальпийские разьединения холодостойких растений, ареалы которых оказались разбитыми на множество фрагментов, приуроченных к Арктике и высокогорьям (Вульф, 1944; Шумилова, 1979). По перигляциальной зоне, существовавшей по окраинам горных ледников, совершался также обмен элементами между флорами Северной Азии и Европы (Малышев, 1976). Главным образом, это были холодостойкие элементы, адаптировавшиеся к суровым условиям в альпийском поясе гор, когда Арктики еще не существовало (Кожевников, 1996).

А.И. Толмачев (1962) обращает внимание и на такое явление, возникшее в результате оледенения, как арктоальпийская дифференциация. Суть его состоит в том, что при отмирании лесной растительности на севере и при поднятии гор на юге от некоторых степных или луговостепных предков, имеющих достаточно широкий ареал, могли возникнуть виды, специализированные к арктическим и высокогорным условиям и имеющие больше сходства между собой, чем с исходным предком.

К этому следует добавить, что массовые миграции способствовали сближению до того разобщенных видов, что привело к многочисленным гибридизациям, в результате которых, с одной стороны, образовались не только новые виды, но и разного рода гибридогенные комплексы (Цвелев, 1972, 1982; Камелин, 2006), с другой – часть видов была поглощена в результате интрогрессии. Массовые миграции затронули огромное число видов и имели колоссальные генетические последствия для биоты по всему Северному полушарию (Hewlett, 1996, 2001; Kotlik et al., 2006).

В голоцене начался обратный процесс расселения основных лесообразующих пород с юга на север, причем во время климатического оптимума голоцена северные границы ареалов многих деревьев в некоторых местах достигали арктического побережья (Тихомиров, 1941; Пьявченко, 1965; Коренева, 1968). Исследования показали, что во время первой и второй фаз голоцена в районе Игарки произрастали еловые леса с примесью березы и лиственницы и с небольшими участками сосны (Кошкарова и др., 1975). После фазы климатического оптимума произошло сокращение лесных площадей как на севере, так и на юге и ко времени среднего голоцена в основном установились современные границы растительных зон и поясов (Нащокин, 1963).

В позднем голоцене ухудшение климата снова привело к смещению северной границы лесной зоны к югу (Нейштадт, 1957). Несмотря на то, что продолжительность голоцена была невелика, изменения, происходившие в это время, имели большое значение.

Отдельного рассмотрения заслуживает история формирования флоры Арктики. По данным А.И. Толмачева (1944), в третичный период климат арктического побережья был теплым и мягким и благоприятствовал развитию теплолюбивых хвойно-широколиственных лесов. Как предполагает Б.А. Тихомиров (1962), в раннетретичное время на значительной территории приполярных пространств совершенно отсутствовали условия для формирования тундровой и полярно-пустынной растительности, поэтому современная флора Арктики представляет собой сравнительно молодое образование. Изменения климата, произошедшие в неогене, привели к тому, что в приполярной области произошло полное вымирание теплолюбивой арктотретичной флоры. По мнению А.И. Толмачева (1962), древнее автохтонное ядро арктической флоры было образовано видами, которые либо сами, либо их ближайшие предки уже существовали в Арктике в конце третичного времени, играя, однако, лишь подчиненную роль. Это были растения крутых горных склонов, безлесных вершин, сырых и болотистых местообитаний, засоленных прибрежных равнин. Становление арктической флоры как целостного флористического комплекса нового

типа произошло только к концу плейстоцена. Большую роль в обогащении арктической флоры сыграли альпигенные элементы, мигрировавшие по почти непрерывному мосту горных поднятий из высокогорий Южной Сибири, обладавших богатой криофильной высокогорной флорой уже в начале четвертичного периода. Проникшие в Арктику азиатские альпигенные элементы широко там распространились и дали начало многим местным производным видам. Б.А. Юрцев (1966, 1968, 1974а, б и др.) неоднократно подчеркивал заметную роль степных элементов центрально-азиатского происхождения в составе арктической флоры северо-востока Азии.

6.5. Предполагаемые пути формирования сибирской группы мятликов

Род *Poa* имеет в настоящее время весьма широкое распространение, поэтому трудно делать предположения относительно происхождения рода в целом, но, базирясь на изучении рода в Сибири, можно высказать некоторые версии по поводу его становления на этой территории.

В подроде *Ochlopoa* наиболее древней, по-видимому, является секция *Alpinae*, насчитывающая, по разным данным, от 3 до 5 видов, распространенных главным образом в высокогорьях Южной Европы. Только один вид этой секции – *P. alpina*, имеющий несколько высокогорных рас, распространен почти циркумполярно, отсутствуя лишь в восточно-сибирской Арктике. Однако относительно недавняя находка А.П. Хохряковым (1989) этого вида на Ольском плато позволяет предполагать значительно более широкое его распространение в прошлом. Н.Н. Цвелев допускает политопное происхождение этого вида в конце плиоцена – начале плейстоцена в результате гибридизации еще более древнего диплоидного переднеазиатско-европейского *P. badensis* Haenke, принадлежащего к этой же секции, с диплоидным и тетраплоидным видом родства *P. bulbosa* (секция *Arenariae*). При этом не исключается и более древнее происхождение данного вида, связанное со временем альпийского орогенеза. Вторая гипотеза также представляется вероятной, поскольку не единожды были обнаружены диплоидные популяции *P. alpina* (Соколовская, Стрелкова, 1940, 1948а, б; Milinkovic, 1957; Тимпко, 1964). Вместе с тем последние данные молекулярно-генетического анализа (Gillespie, Soreng, 2005) показали довольно близкое родство между секциями *Alpinae* и *Arenariae*, позволяющее рассматривать их в рамках одного подрода *Ochlopoa*.

Можно предположить, что наиболее древние и примитивные виды секции *Alpinae* обособились еще в начале неогена в эпоху альпийского орогенеза. По-видимому, к началу плейстоцена эти виды имели довольно широкие ареалы, охватывающие как горы Южной Сибири, так и высокогорья Европы. С наступлением похолоданий в плейстоцене наименее выносливые и наименее пластичные виды (а ими, как правило, являются диплоиды) вымерли, сохранившись в настоящее время лишь в местах с наиболее мягким климатом. Другие гибридизировали между собой, дав начало более пластичному и выносливому *P. alpina*, который в результате интрогрессивной гибридизации и последующей стабилизации образовал целый комплекс кариологических рас, в том числе и способных к образованию пролиферируемых колосков, $2n = 32, 39$ (Nordal, Iversen, 1993). В настоящей работе раса *P. alpina*, образующая пролиферируемые колоски, рассматривается в качестве подвида. Как известно, высокохромосомные виды и расы обыкновенно существенно расширяют свой ареал, в то время как низкохромосомные нередко сокращают. В результате *P. media* и *P. badensis* с $2n = 14$ (Nygren, 1956b; Baksay, 1956), а также

диплоидные популяции *P. alpina* (Munzing, Nygren, 1955; Quezel, 1957), по-видимому, остались только в горах Европы, в то время как *P. alpina* в виде полиплоидных хромосомных рас не только не сократил, но, вероятно, и расширил свой ареал. Тем не менее в силу большой континентальности климата Восточной Сибири он был практически вытеснен с этой территории, хотя можно предполагать, что будущие детальные исследования высокогорий и гольцов юга Восточной Сибири позволят найти остатки этого вида, сохранившиеся в естественных убежищах, как это случилось на Ольском плато в Магаданской области.

Секция *Arenariae* (*Bolbophorum*) морфологически настолько близка к предыдущей секции, что многие из современных авторов объединяют входящие в них виды в одну. Тем не менее хотя L.J. Gillespie и R.J. Soreng (2005) на основании как классических методов, так и молекулярно-генетических и пришли к выводу о близком родстве этих секций, объединять их они не стали. Эта секция более многочисленна, чем *Alpinae*, и большинство ее видов более специализированы, чем виды предыдущей секции, хотя и среди них довольно много диплоидов: *P. timoleontis* Heldr., *P. concinna* Gaud., *P. bactriana* subsp. *glabriflora* (Roshev. ex Ovcz.) Tzvelev, *P. delicatula* (Tzvelev) Tzvelev (Nygren, 1956a; Skalinska et al., 1957; Цвелев, 1976a; Стоева, Кожухаров, 1984). Отмечаются диплоидные расы и у *P. bulbosa* (Hubbard, 1954; Skalinska et al., 1957). Всего же в Евразии эта секция насчитывает, по разным данным, около 15–20 видов главным образом горного средиземноморского распространения. Многие виды распространены в Европе. В Сибирь, в западную ее часть, заходит только один, наиболее широко распространенный вид – *P. bulbosa* (включая и subsp. *vivipara*). Основной ареал этого вида охватывает почти всю Европу, за исключением арктических районов, Переднюю, Малую, Среднюю и Центральную Азию, Гималаи, где является обычным видом аридных и семиаридных сообществ. Как заносное растение встречается в Северной Америке и Северной Африке. Особенности морфологии и жизненной формы видов этой секции позволяют предположить ее развитие и становление в Средиземноморье в эпоху усиливающейся ксерофитизации климата начала плейстоцена. Особенно это характерно для *P. bulbosa*, который нередко относят к эфемероидам. Как известно, эфемеризация флоры, явившаяся новой чертой в развитии флоры в четвертичном периоде, затронула как Среднюю Азию, так и область Средиземноморья (Коровин, 1962), где предположительно сформировался этот вид и благодаря своей специализации к аридным условиям сумел распространиться в местах, мало пригодных для обитания других мятликов. На территорию Сибири этот вид проник с юго-запада, из равнинных степей Казахстана.

Секция *Micrantherae* (*Ochlopoa*) содержит, по данным R. Soreng (2007), около 9 видов преимущественно средиземноморского происхождения, два из которых – *P. infirma* Kuth и *P. annua*, были интродуцированы в Северную Америку, причем последний имеет практически космополитное распространение. Н.Н. Цвелев считает эту секцию наиболее продвинутой в эволюционном отношении, хотя и сохраняющей при этом относительно слабую специализацию. Секция очень обособлена морфологически и, по-видимому, генетически, так как ее виды не гибридизируют с видами других секций. При этом отмечается лишь некоторое сходство с секцией *Coenopoa* (Цвелев, 1972b). Т.И. Серебрякова (1974) отмечает в этой секции переход от многолетних жизненных форм к однолетним, что является крупным эволюционным достижением. На территории Сибири отмечаются два вида мятлика, принадлежащих к этой секции, – *P. annua* и *P. supina*, причем последний встречается значительно чаще, чем принято думать. В настоящее время существует несколько гипотез происхождения этого вида. В. Achtaroff (1939) выводит *P. annua* из *P. alpina* через промежуточный вид *P. jubata* A. Kerner. Согласно другой гипотезе (Tutin, 1952; Цвелев, 1964) этот вид произошел в результате гибридизации *P. supina* и *P. infirma*,

диплоидных видов этой же секции. Вторая гипотеза представляется более вероятной, поскольку и *P. supina*, и *P. infirma* – более или менее широко распространенные диплоидные виды, в то время как *P. jubata*, хотя и является однолетником, что наблюдается среди мятликов крайне редко, имеет чрезвычайно узкий ареал, ограниченный Балканским полуостровом (Edmondson, 1980) и его хромосомное число до сих пор не известно. Вместе с тем исследование хлоропластной ДНК *P. annua* и *P. alpina* (Gillespie, Soreng, 2005) выявило достаточно сильное сходство этих видов.

Типовой подрод включает две большие надсекции – *Homalopoa* и *Poa*. Первая из них состоит из 7 секций, в числе которых только одна – *Homalopoa* – представлена на территории Евразии. Все остальные имеют американское происхождение и распространение. Почти всеми авторами, придерживающимися тропическо-лесной гипотезы происхождения злаков, секция *Homalopoa* признается наиболее древней (Hackel, 1887; Серебрякова, 1974 и др.). Шесть видов этой секции встречается в основном в Евразии и более 20 – в Америке, причем 6 видов приводится только для Центральной и Южной Америки (Soreng, 2007). Виды этой секции в основном горно-лесные. Многие европейские виды этой секции (*P. remota*, *P. hybrida* Gand. и *P. chaixii* Vill.) являются диплоидами (Цвелев, 1976а; Majovsky, Vachova, 1989). Среди американских преобладают тетраплоиды, хотя известен октоплоид – *P. kelloggii* Vasey и даже тетрадекаплоид ($2n = 98$) – *P. laxiflora* Buckley (Soreng, 2007).

По данным Н.С. Пробатовой (1969б), принадлежащие к этой секции гексаплоид *P. radula* Franch. et Savat. и тетраплоид *P. ussuriensis* Roshev., произрастающие на Дальнем Востоке, являются скорее всего производными от *P. remota*, ареал которого некогда простирался до Тихого океана. Н.С. Пробатова (1989) считает эту секцию на территории Дальнего Востока реликтовой.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что наиболее древние диплоидные виды секции *Homalopoa* сохранились главным образом на территории Европы. Виды эти приурочены в основном к горным лесам. Попадая из относительных высокогорий под полог третичных широколиственных лесов, располагавшихся в те времена в среднем горном поясе, первичные мятлики секции приобрели некоторые черты специализации, присущие лесным видам, возможно, дифференцировались на отдельные виды и расселились достаточно широко в пределах континента, а часть из них, в том числе и *P. remota*, продвинулась и далее на восток и проникла на американский континент, где благодаря разнообразию условий и относительной изоляции дала ряд новых видов. Однако, принимая во внимание то, что образовавшиеся виды в основном тетраплоиды, эволюционные процессы, проходившие в этой секции на американском континенте, нельзя признать особо бурными. На территории Евразии в это время климат существенно ухудшился, и вследствие наступившего оледенения часть видов очень сильно сократила ареал, а часть вообще прекратила существование – отчасти вымерла, отчасти была поглощена в результате гибридизации, дав начало новым видам. В те времена, когда различия между видами еще не достигли такой глубины, как в настоящее время, виды этой секции, по-видимому, легче могли вступать в гибридизационные отношения.

По мнению некоторых авторов, придерживающихся гипотезы лесного происхождения рода (Oettingen, 1925; Achtaffoff, 1939), наиболее архаичной и наиболее близкой к предковому виду является европейско-кавказская *P. chaixii*. Самое широкое распространение из видов секции *Homalopoa* имеет *P. remota*, дальше всех продвигающаяся на север (Javorka, 1954; Edmondson, 1980), в Среднюю Азию (Рожевиц, 1934; Цвелев, 1968) и Сибирь. Это единственный вид секции, встречающийся в Сибири. М.Г. Попов (1949, 1957) полагает, что *P. remota* замещает в Сибири *P. chaixii* и является его сибирской расой. В.В. Ревердатто (1947), исследовавший мятлики на территории Сибири, считает *P. remota* растением западного, европейского центра и,

принимая во внимание его дизъюнктивный ареал, относит его на территории Сибири к реликтам третичного времени. Н.Н. Цвелев (1972б) предполагает, что *P. remota* лишь в начале плиоцена спустился с гор на равнины вместе с другими горнотаежными видами, хотя не исключает возможности его обитания в тургайских лесах еще до плиоцена.

Исследование *P. remota* на территории Сибири позволяет согласиться с предположениями о его древности. Однако реликтовая природа этого вида, по крайней мере в Западной Сибири, не бесспорна. Хотя этот мятлик действительно встречается очень спорадично, в основном по сырым тенистым местам, лесным ручьям, низинам, родникам, это довольно обычный вид заболоченных лесов и их опушек. В настоящее время он практически не дает гибридов с другими видами, что подтверждает его генетическую обособленность, обусловленную длительным периодом относительно изолированного развития.

Типовая надсекция представлена тремя секциями, из которых только одна – стенохорная *Leptophyllae* – отсутствует в Сибири. Одной из наиболее обособленных секций этого родства является секция *Macropoa*. Секция эта относительно немногочисленная, в целом она насчитывает около 12 видов в основном среднеазиатского распространения. В Европе отмечаются лишь *P. longifolia* Trin. и *P. sibirica* (Цвелев, 1976а; Edmondson, 1980), приуроченные главным образом к лесам, в Америке представители этой секции не встречаются вообще. Н.Н. Цвелев (1972б) сближает ее как с предыдущей секцией, так и с секцией *Epiles* Hitch., большинство видов которой обитает в Северной Америке. Т.И. Серебрякова (1974) на основании изучения способов побегообразования сближает секцию *Macropoa* с секцией *Homalopoa*, предполагая, что общий горный предок мог дать начало как современным *Homalopoa*, так и современным *Macropoa*. По ее мнению, предковый вид всей секции *Macropoa* в конце плиоцена был распространен достаточно широко, достигая Северной Америки, где в дальнейшем дал начало секции *Epiles*.

На территории Сибири к этой секции принадлежат два близких вида – *P. sibirica* и *P. insignis*. *Poa insignis* – мощное растение с густоопушенным язычком, является, по-видимому, остатком какого-то древнего вида, почти полностью в настоящее время поглощенного типовым подвидом в результате интрогрессивной гибридизации. *Poa sibirica*, в свою очередь, также неоднороден, а состоит из двух, вероятно вторично сблившихся, морфологически слабо, но различающихся ценологических рас – лесной и высокогорной, приуроченной главным образом к зарослям карликовой березки в субальпийском поясе.

В.В. Ревердатто (1947), анализируя общий ареал, предполагает, что этот вид был достаточно широко распространен в тургайской флоре позднего плиоцена. Т.И. Серебрякова (1974) и Р.В. Камелин (1998) связывают этот вид с холодостойким мезофильным бетулярным комплексом, который по классификации А. Энглера (1906) является арктотретичным элементом. Этот светолюбивый бетулярный комплекс (Клеопов, 1938, 1941), древесные формации которого состояли из березы и лиственницы, а травянистые – из субарктических луговых видов, зародился в третичное время в приполярных странах и верхних поясах гор. С дальнейшим похолоданием бетулярная флора устремилась к югу и на равнины, включая в себя некоторые ставшие под влиянием холода светолюбивыми элементы тургайских лесных формаций (с понижением температуры, как отмечает Ю.Д. Клеопов, в более высоких широтах и горных поясах растения делают более светолюбивыми, компенсируя общий недостаток тепла прямым облучением).

Н.Н. Цвелев (1964) сближает *P. sibirica* с *P. trivialis*, считая его замещающим последний на территории Сибири.

Другой, вероятно, достаточно древней и обособленной является секция *Nivicolae*. Она насчитывает приблизительно 4 эндемичных вида главным образом высокогорной приуроченности – *P. caucasica* Trin. (Кавказ), *P. vereschaginii* (Алтай), *P. ircutica* (Восточный Саян и Хамар-Дабан) и *P. shumshuensis* Ohwi (российский Дальний Восток). По ряду морфологических признаков эти виды сближаются с представителями секции *Homalopoa*, а конкретно – с *P. remota*. Н.С. Пробатова (1973а) указывает этот вид как один из возможных предков *P. ircutica*. Н.Н. Цвелев (1974б) предполагает гибридное происхождение *P. vereschaginii*, указывая на морфологическое сходство этого вида как с *P. ircutica*, так и с *P. smirnovii* s. l. Исследования *P. vereschaginii* на Алтае показали, что в популяциях этого вида отдельные особи действительно морфологически приближаются к *P. mariae*, распространенного в высокогорном поясе Алтая, и, возможно, они имеют общих предков. *Poa ircutica*, обитая как в альпийском, так и в субальпийском поясе гор и проникая в лесной пояс, имеет некоторые черты специализации, присущие лесным видам секции *Homalopoa* (катафиллы), возможно унаследованные им от предка.

В целом же, принимая во внимание относительно низкую плоидность видов этой секции, – *P. ircutica* и *P. shumshuensis* являются диплоидами (Соколовская, Пробатова, 1968) – и приуроченность их к высокогорьям, можно предположить их происхождение не от видов секции *Homalopoa*, а выводить обе секции от общих высокогорных предков. Если учесть низкую плоидность этих видов, высокую обособленность видов обеих секций на современном этапе, а также разобщенность ареалов видов *Nivicolae*, можно предположить, что эти события происходили не позднее начала неогена.

Одной из наиболее древних и приближающихся к предковой форме является также секция *Cenisia*. Во многих системах эта секция рассматривается как подсекция *Malacanthae* в пределах типовой секции. В Евразии она включает более 25 преимущественно горных видов, при этом выделяются 3 центра ее видового многообразия. Центральноазиатский центр объединяет *P. lipskyi* Roshev., *P. dschungarica* Roshev., *P. hissarica* Roshev. ex Ovcz. (Цвелев, 1968, 1976а, б) и *P. qinghaiensis* Soreng et Zhu; европейский – карпатский вид *P. deylii* Chrtek et Jiras. (Цвелев, 1976а) и политипический вид *P. cenisia* All., типовой подвид которого распространен в Альпах, subsp. *sardoa* – в Альпах и Пиренеях, а subsp. *contracta* Nyar – в Карпатах, на Балканах и на Крите (Стоянов, Стефанов, 1948; Edmondson, 1980). Третий, и в настоящее время наиболее многовидовой центр, насчитывающий 12 видов, находится на северо-востоке континента, на Тихоокеанском побережье. Часть видов этого центра – *P. arctica*, *P. lanata*, *P. macrocalyx* Trautv. et C. A. Mey. – через Берингский мост проникла в Северную Америку (Hulten, 1950; Soreng, 1991а).

Н.Н. Цвелев (1964), рассматривая эту секцию в ранге подсекции, считает ее представителей по признакам генеративной сферы более примитивными по сравнению с видами типовой подсекции и более приближенными к предковому типу. Т.И. Серебрякова (1974) указывает и на большую примитивность этих видов в отношении побегообразования, и на большое сходство жизненной формы этих видов с жизненной формой представителей рода *Arctopoa*, выделенного Н.С. Пробатовой (2007) из рода мятлик.

В Сибири произрастает 6 видов этой подсекции: *P. lanata*, *P. smirnovii*, *P. mariae*, *P. polozhiy*, *P. arctica* и *P. lindebergii*. Наиболее древним из них, по-видимому, является *P. lanata*. Об этом говорят ее морфологическое строение, ареал и наличие рас с относительно низкими хромосомными числами: $2n = 42$ (Петровский, Жукова, 1978; Юрцев, Жукова, 1978). Этот североамерикано-дальневосточный вид тесно связан с видом более позднего происхождения, циркумполярным *P. arctica*. *Poa arctica*, имеющий более мелкие колоски, считается более эволюционно продвинутой, чем крупноколосковый *P. lanata*. Р.Ю. Рожевиц (1952) считает *P. arctica* древ-

неарктическим и отчасти арктоальпийским элементом, обособившимся в доледниковое время в Северо-Восточной Азии и оттуда проникшим собственно в Арктику и в высокогорные районы Восточной Азии. К началу периода наибольшего оледенения ареал этого вида, по мнению Р.Ю. Рожевица, уже занимал большую часть неоледеневшей области азиатской Арктики, на западе доходя до Таймыра, а на востоке проник через северную часть Берингии в Северную Америку. В это же время он распространился по Охотскому побережью и горам Северо-Восточной Азии до Прибайкалья. В западную часть арктической Сибири и в арктическую Европу этот вид продвинулся уже после максимального оледенения Евразии, так как в противном случае он был бы обнаружен в высокогорьях Средней Европы или хотя бы на Урале. Н.Н. Цвелев (1964) считает *P. arctica* высокоарктическим производным крупноколосковых дальневосточных видов родства *P. malacantha* Kom. Однако, несмотря на относительную архаичность облика видов этой группы, мы не можем считать ни один из них непосредственным предком, давшим начало этой ветви развития.

Другая – южносибирская – ветвь секции представлена агрегатом *P. smirnovii*, распространенным как в Якутии, так и в горах Южной Сибири. Морфологически этот вид ближе к приморским видам родства *Malacanthae*, Тем не менее его тесная связь с *P. arctica* несомненна. Изучение *P. smirnovii* на популяционном уровне показало его достаточно высокую морфологическую изменчивость, особенно на северо-востоке Якутии, где нередки популяции, переходные к *P. arctica*, с более мелкими колосками, узкими листьями, длинными тонкими корневищами.

Исследование видов этой секции позволяет предположить ее доплейстоценовое гибридное происхождение. Эта группа вполне могла обособиться в горах Южной Сибири, где находится центр разнообразия рода *Arctopoa*, одного из предполагаемых родителей подсекции. Тем не менее детальные исследования хромосомных чисел дальневосточных мятликов, проведенные Н.С. Пробатовой с коллегами (Пробатова и др., 2007), свидетельствуют в пользу пацифического происхождения подсекции. Помимо большого числа видов подсекции именно на Дальнем Востоке Н.С. Пробатовой был обнаружен тетраплоидный *P. sugawarae* Ohwi, что совершенно необычно для подсекции, для которой характерны высокополиплоидные виды. При этом Н.С. Пробатова (1985) отмечает у *P. sugawarae* морфологические признаки, свидетельствующие об обособленном положении этого вида в подсекции и, возможно, о его древности. Центральноеазиатский центр в таком случае будет являться вторичным. У широко распространенного в Сибири *P. smirnovii* s. l. также были найдены относительно низкохромосомные – гексаплоидные – расы. Возникнув в континентальных горах, этот вид мог достигнуть Тихоокеанского побережья и послужить там родоначальником приморской группы относительно примитивных мятликов, морфологически сходных с *P. malacantha*. Относительно низкохромосомные расы этого вида, продвинувшиеся на северо-восток континента, могли, вероятно, дать начало более специализированному и эволюционно продвинутому виду *P. arctica*. Этот вид, в свою очередь, мог послужить родоначальником множества различных хромосомных рас, гибридизировавших между собой и стабилизовавшихся различными путями, но пацифическое происхождение секции на данный момент представляется все же более вероятным.

В настоящее время известны многочисленные гибриды не только между *P. arctica* и другими видами секции, но и между *P. arctica* и *P. glauca*. Н.С. Пробатова (2006) отмечает целый ряд таких видов, образовавшихся в результате межсекционной гибридизации между типовой секцией (в широком понимании, с включением в нее *Malacanthae*) и *Stenopoa* и выделяет их в особую секцию *Poastena*. Встречающийся в Сибири *P. tolmatchewii*, относимый Н.С. Пробатовой к этой секции, – цир-

кумпольярно, но спорадично распространенный арктический вид, по-видимому, произошел в плейстоцене политопно.

Типовая секция *Poa* является одной из наиболее широко распространенных секций рода *Poa* в Сибири. Вместе с тем виды секции настолько тесно связаны между собой, что некоторые исследователи рассматривают едва ли не все их в качестве подвидов *P. pratensis*. В отличие от предыдущих, типовая секция в целом отличается очень широкой экологической амплитудой – есть виды, которые приспособлены к произрастанию и в тундрах, и в лесах, и в степях, и в болотах.

Н. Oettingen (1925) предположил общее происхождение типового вида секции – *P. pratensis* – с видами секции *Homalopoa*. Позднее J.A. Nannfeldt (1940) высказал гипотезу гибридного происхождения секции, которую поддержал и развил Н.Н. Цвелев (1964, 19726). Н.Н. Цвелев считает ее относительно молодой и слабо специализированной, высказывая предположение, что первичные диплоидные виды этой секции до начала плиоцена обитали только в высокогорьях, были разобщены географически и морфологически хорошо различались (следует напомнить, что Н.Н. Цвелев понимает секцию *Poa* более широко, включая в нее в качестве подсекций секции *Alpinae*, *Bolbophorum* и *Nivicolae*). В результате плейстоценовых оледенений эти виды неоднократно спускались на равнины и гибридизировали как друг с другом, так и с видами других секций, причем гибриды стабилизировались разными способами (амфиплоидия, образование апомиктических и вивипарных форм с высокими, часто анеуплоидными хромосомными числами). Именно этим Н.Н. Цвелев объясняет почти полное отсутствие диплоидов в секции *Poa* и их наличие только у высокогорных дерновинных видов. Отсюда делается вывод (Цвелев, 1964, 19726), что широко распространенные корневищные виды этой секции являются межсекционными гибридами, происходящими от скрещивания первичных диплоидных дерновинных видов этой секции с какими-то видами секции *Arctopoa* (рассматривающейся ныне как отдельный род).

Секция *Poa* (подсекция *Poa* в понимании Н.Н. Цвелева) в Евразии содержит, по разным оценкам, от 7 до 50 видов. Н.Н. Цвелев (19726) считает ее виды более эволюционно продвинутыми по сравнению с видами родства *P. malacantha*. В Сибири насчитывается 15 видов этой секции, у двух из них различаются подвиды.

Типовой вид секции – *P. pratensis* – отличается чрезвычайным полиморфизмом, который связан с варьированием большинства количественных признаков и обусловлен, по-видимому, наличием различных хромосомных рас. Как известно, *P. pratensis* s. l. отличается большим разнообразием хромосомных чисел, которые образуют почти непрерывный анеуплоидный ряд (Грант, 1984; Пробатова, 2007 и др.), а также наличием высокополиплоидных популяций. Отмечаемый многими авторами апомиксис также способствует увеличению полиморфизма. Склонность *P. pratensis* к гибридизации также отмечалась неоднократно и многими авторами. В 1988 г. на Северо-Чуйском хребте в долине р. Актру (Алтай), возле верхней границы леса, в местах обитания *P. pratensis* и *P. sibirica* была обнаружена популяция, где были представлены переходные формы между типичным *P. pratensis* и *P. sibirica*.

Большинство остальных видов секции являются более специализированными и могут быть выведены если не непосредственно от современного *P. pratensis*, который сам по себе является высокохромосомным и достаточно эволюционно продвинутым видом, то хотя бы иметь с ним общий, ныне вымерший, предковый вид. Судя по всему, здесь имела место адаптивная радиация и хорошо выделяется несколько ветвей – ксерофильная и криофильная, возникшая в результате многократного увеличения числа хромосом, высокогорно-степная, с участием видов *Arctopoa*, и «лес-

ная», в формировании которой предположительно приняли участие секции *Homalopoa* и (или) *Macropoa*.

Poa angustifolia является ксероморфным дериватом *P. pratensis*, замещающим его в южных районах и в более сухих фитоценозах.

Poa turfosa, по-видимому, является стабилизовавшейся апомиктической расой *P. pratensis*, имеющей особую жизненную форму, позволяющую растению существовать на торфяном болоте в условиях постоянно нарастающей моховой дернины, а также приспособленная к преодолению других неблагоприятных воздействий, которые испытывают растения торфяных болот (Breemen, 1995).

Poa pratensis subsp. *skrjabinii*, обитающий на переваемых песках, также отличается своеобразной, эдафически обусловленной жизненной формой, но происхождение его от типового подвида *P. pratensis* не вызывает сомнений.

Poa pruinosa, хотя, возможно, и имеет гибридное происхождение от *P. pratensis* и какого-то, может быть, вымершего вида *Arctopoa*, однако морфологически он ближе к типовому подвиду, чем к *P. tianschanica*, который, вероятно, тоже имеет предков среди *Arctopoa*. Анализ морфологических особенностей и эколого-географической приуроченности *P. tianschanica* и *P. pruinosa* позволяет предполагать, что последний образовался независимо от *P. tianschanica* в Восточной Сибири.

Виды рода *P. tianschanica* характеризуются морфологическим сходством с видами *Arctopoa* и, по-видимому, имеют гибридное происхождение. От других видов *Poa* их также отличает приуроченность к слабозасоленным почвам, характерная для *Arctopoa*. Эта ветвь произошла, скорее всего, в результате вторичной гибридизации видов *Arctopoa* с относительно обособившимися видами секции *Poa*. Оба вида этого рода – и *P. tianschanica*, и *P. sabulosa* – имеют азиатское распространение и связаны родственными отношениями. Центром их происхождения следует считать горы Южной Сибири и примыкающие к ним массивы Центральной Азии, а время – предположительно конец плиоцена – плейстоцен. По происхождению к ним тесно примыкает уже упоминавшийся *P. kuraica*. Последний и морфологически, и по экологической приуроченности к слегка засоленным умеренно увлажненным местообитаниям также несколько уклоняется к группе видов рода *P. tianschanica*, а именно к *P. sabulosa*, тем не менее по ряду морфологических признаков он значительно ближе к *P. pratensis* и имеет явно независимое происхождение на территории Алтая.

Poa sergievskajae, по-видимому, принадлежит к другой, «лесной» гибридогенной линии. Н.С. Пробатова (1968, 1969а 1971), указывая на сходство этого вида с *P. sibirica*, причем не только экологическое и габитуальное, но и по деталям строения листовой пластинки, предполагает гибридное происхождение этого вида с участием *P. sibirica* или какого-то другого вида секции *Macropoa*, или *P. remota*. При этом высказывается предположение, что последний в прошлом имел более обширный ареал. Однако, принимая во внимание распространение и приуроченность *P. sergievskajae* к лесам, главным образом березовым, можно предположить, что этот вид возник не непосредственно от *P. pratensis*, а параллельно с ним, как лесной компонент уже упоминавшегося третичного бетулярного комплекса, поскольку Н.Н. Цвелев (1974б) совершенно справедливо заметил, что если в пределах одного современного рода фестукоидных злаков (а род *Poa* относится именно к этой ветви) имеются как лесные, так и луговые виды, не следует выводить одни из других, так как обе эти экологические группы произошли от общего высокогорного предка. В то время как *P. pratensis* возник и развивался как луговой вид, *P. sergievskajae*, по-видимому, развивался как лесной. Вместе с тем результаты последних детальных исследований этого вида в Томской области не исключают и сравнительно недавнего обособления этого вида от популяций *P. pratensis*, проникших под полог леса

с открытых пространств (Олонова, 2007). Мало того, эта версия представляется даже более вероятной, учитывая морфологическое сходство между *P. sergievskajae* и современными популяциями *P. pratensis*, характерными для лесной зоны. Хотя это, конечно, не исключает возможности его гибридного происхождения. Хромосомные числа у *P. pratensis* выше, чем у *P. sergievskajae*, однако это могло случиться оттого, что в процесс гибридизации вступили более низкохромосомные особи *P. pratensis*. Представляется только маловероятным, учитывая морфологические особенности *P. sergievskajae*, что в формировании этого вида приняли участие представители такой своеобразной секции, как *Homalopoa*.

Poa raduliformis, по-видимому, также принадлежит к этой же линии развития. Н.С. Пробатова (1985) предполагает, что этот вид сформировался в результате гибридизации *P. pratensis* и *P. remota* и ареал его в прошлом достигал Дальнего Востока. *Poa raduliformis*, по-видимому, замещает *P. remota* в восточносибирских и дальневосточных лесах таежного типа, встречаясь в мезопонижениях, сырых местах, по берегам лесных ручьев. Вероятно, в плейстоцене этот вид был распространен шире, однако в результате интрогрессивной гибридизации был поглощен *P. pratensis*. Детальное исследование *P. pratensis* на протяжении его ареала показывает, что в популяциях, произрастающих в сырых местах, очень часто встречаются особи, морфологически сходные с *P. raduliformis*, – высокие, мощные растения с развесистыми, относительно малоколосковыми метелками, уплощенными основаниями стебля и влагалищами нижних листьев, покрытыми достаточно длинными волосками.

Вероятным представляется участие секции *Homalopoa* или *Macropoa* и в формировании другого лесного сибирского вида – *P. urjanchaica*. Морфологически он близок как к *P. pratensis*, так и к *P. raduliformis*, занимая, однако, несколько обособленное положение, и имеет, вероятно, самостоятельное происхождение, а не является результатом гибридизации этих двух видов. О *P. krasnoborovii* пока трудно что-либо сказать, поскольку он был описан по единственному сбору и, возможно, является стерильным гибридом между *P. pratensis* и *P. remota*.

Poa alpigena – близкий к *P. pratensis*, чрезвычайно полиморфный вид, принадлежит к криофильной линии развития. В отличие от многих других видов и подвидов секции, он, вероятно, возник в результате полиплоидизации рас *P. pratensis* в экстремальных условиях высокогорий и Арктики. Многими авторами в горах Южной Сибири отмечается *P. sajanensis*, вид, тип которого морфологически настолько близок к очень полиморфному *P. alpigena*, что представляется одной из многочисленных апомиктических рас этого вида, которыми изобилуют горы Южной Сибири. Вместе с тем не исключена возможность, что *P. alpigena* в современном понимании является примером арктоальпийской дифференциации, имевшей место в плейстоцене и отмеченной А.И. Толмачевым. В этом случае арктическая и высокогорная ветви этого вида имеют независимое происхождение. Если путем более детальных исследований это будет доказано, то нужно будет признать видовую самостоятельность *P. sajanensis* и это название должно быть отнесено к высокогорным видам (*P. alpigena*, несмотря на свое название, описан с гор Скандинавии и должен представлять северную ветвь). Возможно также, что современный *P. alpigena* – результат вторичного плейстоценового сближения независимо возникших высокогорной и арктической рас.

Исследования показывают, что этот вид, особенно в горах Южной Сибири, отличается большим полиморфизмом и морфологической обособленностью популяций и, по-видимому, существует в виде нескольких в различной степени стабилизовавшихся апомиктических рас.

Poa sobolevskiana, вероятно, является одной из таких стабилизовавшихся апомиктических рас. Ряд достаточно стойких в популяциях этого подвида морфологи-

ческих признаков, не встречающихся или встречающихся крайне редко в других популяциях *P. alpigena*, позволяют рассматривать *P. sobolevskiana* в качестве «мелкого» вида, близко родственного *P. alpigena*. *Poa alpigena* subsp. *colpodea*, по-видимому, также является апомиктической расой *P. alpigena*, стабилизировавшейся путем перехода к вегетативной пролиферации.

Poa sublanata продолжает криофильную линию специализации *P. pratensis*, но, вероятнее всего, имеет независимое от *P. alpigena* происхождение. По ряду морфологических признаков этот вид приближается к более древней группе подсекции *Malacanthae*. В этой связи Н.Н. Цвелев (1964, 1976a) пишет, что не совсем ясно, представляют ли типичные популяции *P. sublanata* остатки какого-то реликтового вида, поглощенного вследствие интрогрессивной гибридизации *P. pratensis*, или, наоборот, он является результатом более поздней гибридизации форм *P. pratensis* типа *P. rigens* Hartm. с *P. arctica*, *P. malacantha* или *P. lanata*. При этом Н.Н. Цвелев обращает внимание на то, что наиболее типичные популяции *P. sublanata* часто бывают стерильными (что подтверждает их гибридную природу), но легко размножаются вегетативно.

Poa sublanata subsp. *vivipara* – еще более высокая ступень развития вида, переход к еще одному способу размножения, расширяющий возможности подвида и повышающий его жизнеспособность в сложных условиях Арктики.

Подрод *Stenopoa* представлен шестью родственными секциями, пять из которых произрастают в Евразии и достаточно хорошо представлены в Сибири, а одна – *Secundae* – распространена главным образом на американском континенте.

Секция *Abbreviatae* насчитывает около десяти арктических и арктовысокогорных видов, и все они, за исключением *P. vrangelica* Tzvelev, эндема о. Врангеля, встречаются на американском континенте и приурочены в основном к Берингии. По-видимому, эта территория и является центром видообразования секции. Там встречается и широко распространенный диплоидный вид *P. pseudoabbreviata*, и другой диплоид этой секции – *P. lattermanii* Vasey, довольно широко распространенный в Северной Америке (Marsh, 1952; Soreng, 1985 и др.). Вместе с тем в районе Берингии произрастает *P. abbreviata*, представленный там несколькими хромосомными расами с $2n$ от 28 до 76, *P. vrangelica* с $2n = 56$, – вид, имеющий пролиферированные колоски, что является признаком эволюционной подвинутости, и *P. harzii* Gand. с $2n = 70^1$.

На территории Сибири обитают только два вида этой секции – *P. abbreviata* и *P. pseudoabbreviata*. *Poa abbreviata* достаточно широко распространен в Северной Америке, встречается в Гренландии, на Шпицбергене, Земле Франца-Иосифа и Новой Земле, на о. Врангеля. Известно также несколько местонахождений из материковой части Европы (Рожевиц, 1952), Таймыра и Восточной Сибири (Цвелев, 1964; Поспелова, 1995; Поспелова, Поспелов, 2007). А.И. Толмачев (1937) предполагал, что ареал этого вида на севере Европы в эпоху последнего оледенения подвергся некоторому сокращению, поскольку на Новой Земле он приурочен главным образом к восточному берегу. По мнению Р.Ю. Рожевица (1952), этот вид обособился в эпоху интенсивного оледенения, причем на той части территории североамериканской Арктики, которая оледенению не подвергалась. Затем после ледникового периода этот вид мигрировал на Шпицберген, Землю Франца-Иосифа и далее, на восток, на Новую Землю и Таймыр.

Что касается *P. pseudoabbreviata*, то его ареал несколько шире. Если предыдущий вид не встречается южнее 65° с.ш. (Рожевиц, 1952), то *P. pseudoabbreviata* оби-

¹ Хромосомные числа приводятся по: Жукова, Петровский, 1972; Пробатова, 1985; Soreng, 2007.

тает и вне Арктики – на Становом нагорье (сборы Н.С. Водопьяновой, НК) и в Тункинских Альпах (*locus classicus*). Судя и по распространению и по хромосомным числам $2n = 14$ (Жукова, 1965), *P. pseudoabbreviata* является наиболее древним, и, возможно, даже анцестральным видом для всей секции *Abbreviatae*, объединяющей в основном высокохромосомные виды. Очень возможно, что центром формирования секции явилась Северная Америка, куда в эпоху оледенения проник исходный вид. Об этом говорит широкое распространение видов секции на территории Северной Америки (Soreng, 1985, 2007), наличие там диплоидного *P. lettermanii* и гексаплоидного *P. pattersonii* Vasey, в то время как Азиатского побережья, помимо диплоидного *P. pseudoabbreviata*, достигают только относительно высокохромосомные виды *P. abbreviata* с $2n$ от 28 до 76 (Цвелев, 1976а, б) и *P. harzii* Gand с $2n = 49, 56, 63, 70$ (Жукова, Петровский, 1972; Петровский, Жукова, 1981). Принимая во внимание обоснованное предположение R.J. Soreng (1991a) о том, что *P. abbreviata* через *P. jordalii* Pors. морфологически связан с диплоидным *P. lettermanii*, можно предполагать происхождение *P. abbreviata* не от *P. pseudoabbreviata*, а от североамериканского диплоида *P. lettermanii*. Что касается происхождения *P. pseudoabbreviata*, по-видимому, с равной вероятностью можно предполагать как его берингийское происхождение, так и южносибирское, учитывая его явно более широкий ареал в прошлом, охватывавший горы Южной Сибири.

Секция *Oreinos* (Aschers. et Graebn.) Jiras. содержит около 10 арктовысокогорных видов, почти половина которых приурочена к району Берингии, и встречается как в Америке, так и на северо-востоке Евразии (Цвелев, 1976а). Вместе с тем, по данным Н. Стоянова и Б. Стефанова (1948), Н.Н. Цвелева (1976а, б) и J.R. Edmondson (1980), ряд видов этой секции встречается и в более южных районах Евразии. *Poa disjecta* Ovcz. является эндемиком среднеазиатских высокогорий (Н.Н. Цвелев относит *P. lubrica* Ovcz. к синонимам этого вида), *P. flexuosa* Sm. – горное растение Северо-Западной Европы, а *P. pirinica* Stoj. et Acht. и *P. minor* Gaud. обитают в высокогорьях Южной Европы (Пиренеи, Балканы, Румыния). Несмотря на то, что большинство видов секции приурочено к Берингии, ее территория, по-видимому, является вторичным центром видообразования секции, так как в этом районе сосредоточены главным образом гексаплоидные виды, а среди американских, у *P. laxa* и его подвида *subsp. lanfiana* Soreng, нередки расы, у которых $2n = 84$, что говорит об их вторичности по сравнению с диплоидным *P. pirinica* и тетраплоидным *P. minor*. Два последних вида имеют узкие ареалы и, по-видимому, являются реликтовыми. Вероятно, первичное видообразование секции началось в горах Европы во время альпийского орогенеза. С наступлением плейстоценового похолодания область высокогорий (в ботаническом понимании этого слова) увеличилась, возможности для миграции существенно расширились, и представители секции попали в район Средней Азии и далее, в Сибирь и Берингию, где благодаря условиям, способствующим видообразованию, возник ряд видов, распространившихся достаточно широко. Европейские виды, по-видимому, изначально имели более широкие ареалы, возможно, даже и видов было больше, однако вследствие оледенения часть видов, вероятно, вымерла, а часть нашла убежище в горах Европы. Что касается более широко распространенного гексаплоидного *P. flexuosa*, то представляется более вероятным его происхождение от высокогорных западноевропейских предков во время плейстоцена, нежели родство с берингийскими видами. Вместе с тем нельзя категорически отрицать и происхождение этой секции в горах Сибири, и дальнейшее широкое ее расселение во время альпийского орогенеза. Резкое ухудшение условий произрастания, наступившее в плейстоцене, могло привести к гибели наиболее уязвимых видов и дальнейшей эволюции уцелевших.

В Сибири встречается только один североамерикано-сибирский аркто-высокогорный вид этой секции – *P. paucispicula*, ареал которого на западе ограничивается Таймыром, а в Америке он отмечается для Скалистых гор, Аляски, Британской Колумбии, Альберты и штата Вашингтон (Soreng, 2007). Находки этого вида на Баргузинском хребте и на Байкальском свидетельствуют о значительно более широком ареале этого вида в прошлом. Тем не менее нельзя утверждать, что этот вид проник в Сибирь из Берингии. Более вероятно, что он произрастал в горах Сибири до начала похолодания в плейстоцене.

Секция *Pandemos* (*Coenopoa*) также является достаточно древней и специализированной. Эта секция в целом очень немногочисленна, включает около 5 видов (Edmondson, 1980; Soreng, 2007), которые распространены главным образом в европейской части континента. Однако *P. trivialis* был интродуцирован в Северную Америку и достаточно широко там распространился. Т.И. Серебрякова (1974) на основании изучения особенностей побегообразования предположила, что предковая для секции форма имела некоторые общие черты с предками секции *Homalopoa*.

На территории Сибири встречается только *P. trivialis* – наиболее широко распространенный вид секции, относящийся по классификации А.А. Гроссгейма (1939а, б) к палеоарктическим бореальным видам. Н.Н. Цвелев (1964) считает его очень обособленным видом и сближает с *P. sibirica*, а также поддерживает точку зрения J.A. Nannfeldt (1935), сближающего его через *P. acroleuca* с секцией *Ochlopoa*.

Можно предполагать, что этот вид сформировался в третичное время (о его древности свидетельствует стойкая диплоидия, довольно редкая у мятликов) и имел в прошлом более широкий ареал. Однако не следует выводить его ни от видов секции *Homalopoa*, ни от *Macropoa*, вероятнее всего, эти секции имеют разное происхождение, а их морфологическое сходство объясняется специализацией к сходным условиям обитания. Трудно делать предположения относительно происхождения и родственных связей *P. trivialis*. Морфологические исследования показывают, что это очень обособленный вид (секция), и хотя у него и есть какие-то общие черты с диплоидным видом секции *Ochlopoa* – *P. acroleuca*, весьма сомнительно, чтобы эти виды имели общее происхождение.

Секция *Stenopoa* является одной из наиболее многочисленных и широко распространенных в роде. Секция очень естественна, однако ее виды настолько тесно связаны друг с другом в результате образования гибридов и апомиктических комплексов, что рамки отдельных, даже крупных и хорошо известных видов можно очертить только весьма приблизительно. Секция содержит от 15 до 115 видов главным образом азиатского распространения. J.R. Edmondson (1980) приводит для Европы 11 видов. Для территории Сибири разными авторами в разное время приводилось более 30 видов. Беспрецедентное разнообразие видов и форм наблюдается на территории Китая, особенно в горных районах, причем там прослеживается несколько центров видообразования (Olonova et al., 2014). Анализ хромосомных чисел *Stenopoa* (Цвелев, 1976а, б; Пробатова, 1985, 2007; Пробатова и др., 2007; Soreng, 2007 и др.) показывает, что большинство видов типовой подсекции при удивительном морфологическом разнообразии в своем подавляющем большинстве являются тетраплоидами и гексаплоидами (табл. 6.1). Н.С. Пробатова (2007 и др.) отмечает, что эволюция секции проходила на оптимальном тетраплоидно-гексаплоидном уровне, который позволяет видам широко вступать в гибридизационные отношения. О широком развитии гибридизации в секции писали П.Н. Овчинников (1955 и др.), Н.Н. Цвелев (1976а, б и др.), R.J. Soreng (1990 и др.) и многие другие систематики. Исследование морфологической структуры видов и популяционной изменчивости показало, что, по-видимому, благодаря гибридизации в большинстве случаев виды секции связаны между собой многочисленными промежуточными популяциями и

границы между ними размыты. Одни виды более или менее тесно связаны между собой, другие – значительно обособлены, при этом из-за недостатка материала в настоящее время трудно установить действительный статус многих видов, которые нередко были описаны по единственному гербарному экземпляру, в той или иной степени уклоняющемуся от типа. Тем не менее все описанное к настоящему времени видовое и внутривидовое многообразие секции укладывается по меньшей мере в 15 групп близкородственных, связанных друг с другом видов, называемых здесь агрегатами, и шесть видов более или менее обособлены. Среди этих видов есть как достаточно полиморфные, но пока не поддающиеся удовлетворительному расчленению на более низкие категории, так и относительно мономорфные и обособленные. На территории Сибири встречается 13 из них. Они также неодинаковы по происхождению и структуре.

Таблица. 6.1. Хромосомные числа мятликов секции *Stenopoa* (Цвелев, 1976а. б; Пробатова, 1985, 2007; Пробатова и др., 2007; Soreng, 2007)

Степень эволюции	Эволюционные ряды					
IV	<i>Poa attenuata</i> 2n = 28, 42				<i>Poa glauca</i> 2n = 42, 48–50, 56, 62, 65, 63, 70, 72, 78	
III	<i>Poa sterilis</i> 2n = 28, 35, 42 <i>Poa skvortzovii</i> 2n = 28, 35, 42		<i>Poa stepposa</i> 2n = 42 <i>Poa relaxa</i> 2n = 28, 42 <i>Poa ochotensis</i> 2n = 28, 42, 49			
II	<i>Poa sichotensis</i> 2n=42, 49–50, 56, 70 <i>Poa arsenjevii</i> 2n = 56	<i>Poa urs-sulensis</i> 2n=28, 42		<i>Poa sphondylodes</i> 2n = 28		
I	<i>Poa nemoralis</i> 2n = 28,35, 42, 48, 50, 56,63– 64		<i>Poa palustris</i> 2n = 28, 30, 32, 35, 42, 56, 84			<i>Poa compressa</i> 2n = 35, 42, 49, 50, 84

Эволюция сибирских представителей секции проходила главным образом по пути ксероморфогенеза (Серебрякова, 1965; Цвелев, 1972а, б и др.). По степени ксероморфности все виды можно условно разделить на 4 группы, каждая из которых представляет собой новую ступень эволюции. Маркером является положение верхнего узла на солоmine, в качестве дополнительных признаков используются длина листовых пластинок и соотношение между длинами пластинки и влагалища верхнего листа, ширина пластинки, длина веточек метелки и соотношение между длиной метелки и длиной ее наиболее длинной веточки (табл. 6.2).

В секции *Stenopoa* выделяется несколько филумов, но среди сибирских представителей наиболее хорошо заметны два основных филума, берущих начало от наиболее древних и слабо специализированных мезоморфных видов I ступени (верхний узел выше середины стебля или, по крайней мере, на середине) – луговой *Poa palustris* и лесной *P. nemoralis* (рис. 6.1). Эти виды помимо различной экологической приуроченности хорошо различаются по двум качественным признакам: у первого из них голая ось колоска и длинный, свыше 2 мм, язычок, в то время как у второго ось колоска опушена, а язычок не превышает 1 мм. Эти признаки служат основными маркерами вышеупомянутых филумов. Дальнейшая эволюция шла по пути специализации *P. palustris* и *P. nemoralis* и потомков от их скрещивания к ксероморфным условиям.

Таблица 6.2. Морфологические изменения видов *Stenopoa* в процессе ксероморфогенеза

Признак	Ступень эволюции (ксероморфогенеза)			
	I	II	III	IV
Положение верхнего узла	На половине стебля или выше	Между половиной и нижней третью	Между 1/3 и 1/6	Ниже 1/6
Число узлов	5–6	3–5	2–4	2–3
Соотношение между длинами пластинки и влагалища верхнего листа	Пластинки длиннее влагалищ	Пластинки равны влагалищам или немного короче	Пластинки в 1.5–2 раза короче влагалищ	Пластинки вдвое и более короче влагалищ
Длина метелки (см)	10–20	6–10	4–8	1.5–4
Соотношение между длиной наиболее длинной веточки и длиной метелки	1/2–2/3	1/3–1/2	1/4–1/3	1/5–1/3

М.Г. Попов (1957) высказал предположение, что *P. nemoralis*, лесной мятлик, в плейстоцене мигрировал на юг вместе с обедненными тургайскими лесами, где и остался в горно-лесных группировках в качестве плейстоценового реликта. Впоследствии в результате изменений рельефа и климата этот вид, по мнению П.Н. Овчинникова (1955), дал целый ряд специализированных криофильных и ксерофильных альпийских и степных видов. Н.Н. Цвелев полагает, что *P. nemoralis* и *P. palustris* более других видов секции приближаются к общим предковым типам, обитавшим в относительных высокогорьях конца палеогена, причем сформировались они по-разному и в разных поясах гор. Более специализированный *P. nemoralis* обитал в поясе тургайских листопадных лесов еще до спуска их на межгорные равнины, а менее специализированный *P. palustris* – в поясе южнотаяжных лесов, располагавшемся выше. В конце миоцена в результате возросшей континентализации климата отдельные элементы уже спустившихся к тому времени на равнины тургайских лесов стали замещаться спускающимися с гор таяжными элементами. В результате *P. nemoralis*, оказавшийся в числе наиболее устойчивых элементов тургайской флоры, вошел в состав плиоценовых смешанных лесов вместе с относительно более светолюбивым и влаголюбивым *P. palustris*, и эти виды гибридизировали между собой (Цвелев, 19726). Однако, как справедливо замечает Т.И. Серебрякова (1965), современные виды не являются прямыми потомками друг друга. Современный *P. nemoralis* нельзя считать непосредственным предком других видов, но он, по-видимому, более других сохранил черты строения общего предка. *Poa palustris*, по предположению Т.И. Серебряковой (1965), представляет собой достаточно древ-

ний вид, возникший в результате «местной» адаптации к луговым условиям, и является производным от лесного предка.

Лесное происхождение *P. nemoralis* не вызывает сомнений, однако с лесным происхождением *P. palustris* согласиться трудно, тем более что, как уже отмечалось ранее, Н.Н. Цвелев (1974б) совершенно справедливо заметил, что если в пределах одного современного рода фестукоидных злаков имеются как лесные, так и луговые виды, не следует выводить одни из других, так как обе эти экологические группы произошли от общего высокогорного предка. Более вероятным представляется перемещение *P. palustris* вниз не под пологом южнотаежных лесов, как это предположительно было с *P. nemoralis*, а по открытым участкам, опушкам лесов, вдоль рек и ручьев.

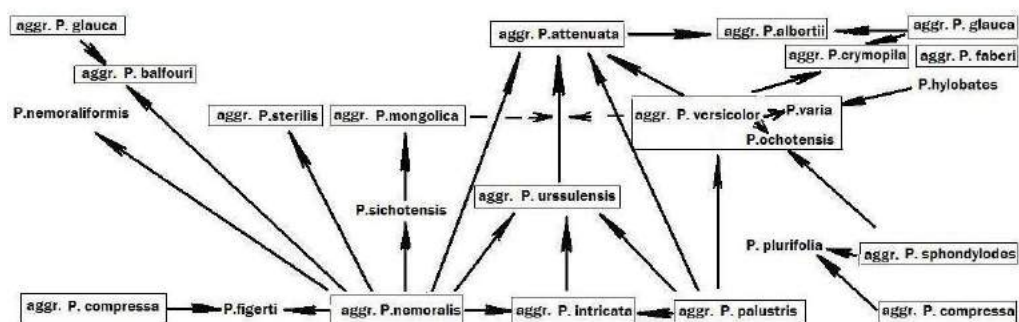


Рис. 6.1. Предполагаемая схема взаимоотношений между основными группами видов в секции *Stenopoa* Dum.

Являясь наиболее древними по происхождению, *P. palustris* и *P. nemoralis* тем не менее в настоящее время отличаются очень высоким полиморфизмом, одной из причин которого является переход к апомиксису. У них отмечаются и наиболее высокие и разнообразные хромосомные числа. Все это свидетельствует о том, что, несмотря на свою относительную древность, эти виды не законсервировались, не остановились в своем развитии, как, например, *P. remota*. В этой группе реализуется один из векторов эволюции – генетические изменения в пределах своей экологической группы, выражающиеся в образовании различных кариологических рас. Их эволюция продолжается в мезофильных условиях, но сами они уже не столь примитивны, как их предки, давшие, вероятно, начало большинству видов секции. Полиморфизм этих видов нашел отражение в систематике – оба эти вида представлены многочисленными в разной степени обособленными расами. Некоторые из них рассматриваются в ранге видов, но в силу недостаточной морфологической обособленности или слабой изученности рассматриваются в рамках агрегатов *aggr. P. nemoralis* и *aggr. P. palustris* (Цвелев, 2009; Олонова, 2010).

Aggr. *P. nemoralis*. Являясь одним из наиболее древних по происхождению, *P. nemoralis* отличается очень высоким полиморфизмом, обусловленным переходом к апомиксису. На протяжении своего ареала он образует несколько в разной степени стабилизировавшихся морф: subsp. *alexeenkoi* Tzvelev, subsp. *carpatica* Jiras (Карпаты, Средняя Европа) (Галкин, 1974а; Цвелев, 1976а), *P. korshunensis* Golosk. (Средняя Азия), *P. lapponica* Prokud. (северо-восток европейской части СССР), *P. subpolaris* Kuvajev (Приполярный Урал, арктическая Сибирь) (Куваев, 1987). Большинство из них представляют собой виды, специализировавшиеся к произрастанию на открытых местообитаниях.

Aggr. *P. palustris*. Центральный вид этого агрегата также является очень полиморфным (Олонова, 2010), представлен несколькими кариологическими расами

и имеет сложную внутривидовую структуру. Помимо *P. palustris* включает несколько близких видов, в том числе *P. volhynensis* Klok., недавно описанный Н.Н. Цвелевым (2009) *P. klokovii* Tzvelev, а также, возможно, *P. flaccidula* Boiss. et Reuter, тип которой пока не удалось увидеть. Представляет интерес и новая разновидность *P. palustris* var. *halophila* Tzvelev (Цвелев, 2009), статус которой может быть повышен в результате дальнейшего изучения.

Aggr. x *P. intricata*. Н.Н. Цвелев (19746) отмечает, что смещение границ ареалов *P. palustris* и *P. nemoralis*, имевшее место в плейстоцене, обусловило широкие возможности для гибридизации между этими видами. Вследствие этого на территории северо-востока Европы и Сибири огромное число популяций как *P. palustris*, так и *P. nemoralis* имеет явно гибридогенный характер, что позволяет отнести их к aggr. x *P. intricata* (*P. palustris* x *P. nemoralis*). К этому же агрегату, по-видимому, относится и недавно описанный Н.Н. Цвелевым (2009) *P. kulikovii* Tzvelev. Помимо сибирских и восточноевропейских видов морфологически к этому комплексу может быть отнесена обширная группа восточноазиатских видов, таких как *P. acmocalyx* Keng et Liu, *P. pilipes* Keng ex Shan Chen. и близкие к ним виды. К этой же группе можно было бы отнести и дальневосточный *P. selemdzhenensis* Probat., но опущение между киями верхних цветковых чешуй заставляет предполагать участие и какого-то третьего вида, возможно *P. glauca*. Если это предположение подтвердится, этот вид надо будет рассматривать в рамках aggr. *P. balfourii*. Особого исследования требуют мезоморфные *Stenopoa* Японии, которые часто трактуются как *P. spondylodes*, но морфологически значительно ближе к *P. nemoralis*.

Дальнейшая эволюция секции шла по пути ксерофилизации и криофилизации, особенно усилились эти тенденции в ледниковое время (Клеопов, 1941; Лавренко, 1942), и затронула обе линии – и лесную, представленную *P. nemoralis*, и открытых местообитаний, представленную *P. palustris*. Пошла по пути ксерофилизации и поднялась на II ступень и часть популяций, возникших в результате гибридизации *P. nemoralis* и *P. palustris*.

Aggr. x *P. urssulensis* Trin. представляет собой гибридогенный комплекс очень сложного состава, близкий по происхождению к aggr. x *P. intricata*, но отличающийся от него несколько большей ксероморфностью (Олонова, 2010). Включает как более ксероморфные дериваты aggr. x *P. intricata*, так и популяции, возникшие в результате гибридизации более ксероморфных дериватов *P. palustris* и *P. nemoralis*. В пределах этого агрегата помимо *P. urssulensis* s. l. рассматриваются и несколько мелких, слабо обособленных вида предположительно сходного, но, возможно, независимого происхождения – *P. krylovii* Reverd., *P. kanboensis* Ohwi, *P. korzhunensis* Goloskokov и *P. buriatica*. Здесь же, по-видимому, можно поместить *P. ajanensis* Probat. и *P. zhirmunskii* Probat. Впрочем, молекулярно-генетическое изучение этих видов может показать, что густоопушенные между жилками нижние цветковые чешуи получены ими не от *P. glauca*, а от *P. arctica*, и тогда они должны будут рассматриваться в секции *Poastena*. Поскольку тип *P. tanfiliewii* Roshev, в образовании которого помимо *P. palustris* и *P. nemoralis*, а возможно и одного из них, принял участие и *P. glauca*, имеет ярко выраженные признаки последнего, он рассматривается в рамках гибридогенного aggr. *P. balfourii*. Помимо *P. urssulensis* на II ступени, по-видимому, следует разместить и дальневосточный *P. sichotensis* Probat., являющийся предположительно дериватом *P. nemoralis*.

Дальнейшее усиление сухости климата в плейстоцене способствовало появлению группы наиболее ксероморфных видов – *P. argunensis*, *P. reverdattoi*, *P. rangkulensis*, а также *P. botryoides* и *P. attenuata* с несколькими подвидами. Последние два тоже представляют собой сложный гибридогенный комплекс. В его формировании приняли участие как *P. stepposa* и *P. skvortzovii*, так и, по-видимому, еще более ксерофилизировавшиеся гибриды родства *P. urssulensis*. Дальнейшая гибридизация всех этих форм между

собой существенно затуманила картину филогенеза, однако определенные тенденции проследить все же удастся. По-видимому, горы Центральной Азии и прилежащие горные районы Южной Сибири явились мощным центром видообразования этой секции. Среди группы наиболее ксероморфных видов прослеживаются две линии: степная ксерофильная – *P. botryoides* s. l., *P. reverdattoi* и *P. argunensis*, и высокогорная ксерофильно-криофильная – *P. attenuata* s. l., *P. rangkulensis*, *P. koelzii* и другие центральноазиатские виды, специализированные к условиям азиатских высокогорий. Подвиды *P. attenuata*, или, как их часто для удобства обозначают, мелкие виды *P. dahurica* и *P. attenuate* subsp. *tshuensis*, имеют явно высокогорное происхождение, и их родство с *P. koelzii* не вызывает сомнений. Участки ареалов этих видов в Хакасии носят, вероятнее всего, реликтовый характер, а многочисленные переходные формы между этими видами и видами линий *P. stepposa* s. l. и *P. botryoides* s. l. возникли в результате гибридизации во время массовых плейстоценовых миграций.

Для европейской части приводятся такие ксерофилизированные скально-степные и горные ксерофильные виды секции, как *P. versicolor* Bess., *P. stepposa*, *P. sterilis* M.B. и *P. balfourii* Parn. (Лавренко, 1938; Клеопов, 1941; Пояркова, 1965; Прокудин, 1977). В Сибири эта группа значительно более многочисленна, и, по предположению многих авторитетных исследователей, зарождение и становление ксероморфных мятликов рода *P. versicolor* произошло именно на территории Южной Сибири. В.В. Ревердатто (1940, 1947) предполагал, что *P. stepposa* является видом перигляциально-степного происхождения, а наиболее близким к предковому считал дальневосточный *P. sphondylodes* Trin., обитающую в сухих дубовых и сосновых лесах. Ю.Д. Клеопов (1941) полагал, что ксерофилизированные степные мятлики типа *P. attenuata* сформировались в континентальных районах Сибири от мезофильных лесных предков. Б.А. Юрцев (1962) также считал вероятным происхождение ксероморфных мятликов от лесных предков через фотофильную стадию обитателей каменистых склонов и осыпей в пределах лесной зоны.

Виды III эволюционной группы, являющиеся ксероморфными дериватами *P. nemoralis* и *P. palustris*, тесно связаны с видами II и IV ступеней и несколько меньше между собой. Бореальный *P. palustris*, будучи по сравнению с *P. nemoralis* более молодым видом, в процессе ксерофилизации дал начало только одному агрегату – aggr. *P. versicolor* Bess. (Олонова, 2010) или двум более мелким в понимании Н.Н. Цвелева (2009). Тем не менее этот агрегат, похоже, оказался более лабильным и способным к гибридизации, чем дериваты *P. nemoralis*. Помимо тесных связей с популяциями II ступени он гибридизировал с *P. glauca* с образованием популяций разнообразного морфологического строения, одна часть которых в настоящее время описана в качестве видов (*P. oligophylla* Keng, *P. ianthina* Keng ex Shan Chen, *P. psilolepis* Keng., *P. crymophila* Keng и др.), а статус других еще менее ясен, но все они занимают промежуточное положение между aggr. *P. glauca* и aggr. *P. versicolor* и представляют собой отдельный aggr. *P. crymophila*, который будет рассмотрен далее, поскольку занимает более высокое положение на эволюционной лестнице.

На этой же ступени располагается *P. hylobates* Bor – своеобразный вид, образовавшийся, вероятно, в результате гибридизации aggr. *P. versicolor* и *P. asperifolia* Bor (sect. *Homalopoa*), вида, обладающего очень длинными язычками и узкими колосковыми и цветковыми чешуйками. *Poa hylobates* настолько морфологически отличается от остальных видов aggr. *P. versicolor*, что, скорее всего, не может быть включенным в него. Вместе с тем не исключены родственные связи между ним и криоморфным *P. faberi* Rendle. Неплохо обособлен от остальных видов и *P. nemoraliformis* Roshev. По степени ксероморфности этот вид располагается на II–III ступенях, но, по-видимому, в эволюции этой группы преобладали криоморфные тенденции.

Aggr. *P. versicolor* – агрегат, центральным видом которого является *P. stepposa* (Krylov) Roshev., а ядро составляют ксероморфные дериваты *P. palustris* – *P. versicolor*, *P. podolica* (Aschers. et Graebn.) Blocki ex Zapal., *P. polonica* Blocki, *P. erythropoda* Klok., *P. botryoides*, *P. transbaicalica*, *P. reverdattoi*, *P. argunensis*, *P. relaxa*, *P. varia* Keng ex L. Liu, *P. orinosa* Keng, а также недавно описанный *P. saksonovii* Tzvelev. Тем не менее отдельные виды этого комплекса, вероятно, произошли в результате интрогрессивной гибридизации, и поскольку морфологически они значительно уклоняются к *P. stepposa*, согласно Н.Н. Цвелеву (1976а, 2009), они рассматриваются в рамках этого комплекса. Это *P. ochotensis* (*P. stepposa* x *P. sphondylodes*) и *P. varia* (*P. stepposa* x *P. hylobates*). *Poa relaxa*, судя по внешним морфологическим признакам, в частности по виду метелки и колосков, также, возможно, имеет в своем гено типе гены, когда-то полученные от *P. glauca*.

Poa nemoralis, будучи более древним, чем *P. palustris*, в процессе ксероморфогенеза дал начало по меньшей мере двум агрегатам – aggr. *P. sterilis* (Цвелев, 2009) и aggr. *P. mongolica*.

Aggr. *P. sterilis* помимо центрального вида включает две его разновидности, недавно описанные Н.Н. Цвелевым (2009): *P. pazcoskii* Tzvelev и *P. biebirsteinii*. Виды этого агрегата относительно мономорфны и имеют довольно узкое распространение, только центральный вид – *P. sterilis* – продвигается в Турцию.

Aggr. *P. mongolica* включает восточноазиатские *P. skvortzovii*, *P. vaginans* Keng, *P. flavida* Keng ex L. Liu, *P. alta* Hitchcock. Большинство входящих в агрегат мелких видов представляют собой в разной степени обособленные ксероморфные дериваты *P. nemoralis*.

Дальнейшая специализация к аридным условиям привела к формированию IV, наиболее ксероморфной группы, которая включает aggr. *P. attenuata*, наиболее ксероморфные популяции aggr. *P. glauca*, а также разнообразные и многочисленные, в разной степени обособленные популяции и таксоны, возникшие в результате гибридизации этих двух агрегатов, рассматриваемые здесь как гибридогенный aggr. *P. albertii*.

Aggr. *P. attenuata* представлен едва ли не единственным одноименным видом (Олонова, 2010). Этот вид включает популяции, более или менее сходные по габитусу, но отличающиеся чрезвычайно высокой внутривидовой изменчивостью основных маркирующих признаков – длине язычка и характеру поверхности оси колоска. Помимо этого там чрезвычайно сильно варьируют и степень опушения нижней цветковой чешуи, и характер поверхности каллуса. Нередко внутри популяций встречаются практически все возможные комбинации состояний этих признаков (Олонова, 2005). Очевидно, на этом этапе гибридизация привела к окончательному размыванию границ между двумя основными ветвями, но все же заметно преобладание состояний, присущих линии родства *P. palustris*.

Помимо рассмотренных основных филумов, включающих *P. palustris*, *P. nemoralis* и их предполагаемые дериваты, эволюция в которых шла по пути ксероморфогенеза, в секцию входят агрегаты, которые трудно вывести непосредственно от этих двух видов. Это aggr. *P. glauca*, aggr. *P. sphondylodes*, aggr. *P. faberi* и aggr. *P. compressa*. Все они гибридизируют с видами родства *P. nemoralis* и *P. palustris* с образованием либо гибридогенных видов, либо целых агрегатов, включающих как слабо обособленные виды, так и популяции пока не ясного таксономического ранга.

Aggr. *P. glauca*, несмотря на тесные связи с видами родства *P. palustris* и *P. nemoralis*, несомненно представляет собой отдельную линию развития. Н.Н. Цвелев (1964), принимая *P. glauca* в широком смысле, считает его производным не лесных видов, типа *P. nemoralis*, а ксерофильных горно-степных видов секции *Stenopoa*, предполагая его гибридное происхождение с участием секции *Abbreviatae*. Б.А. Юрцев (1962), также рассматривая *P. glauca* в широком смысле, и по-видимому, объединяя под этим названием все более мелкие виды этого комплекса, предполагал, что он возник в облас-

ти Берингии от *P. attenuata*-подобного скально-степного предка, который с криофилизацией несколько утратил ксерофильные черты. Т.И. Серебрякова (1965) допускала при этом, что хотя предок этого вида и был ксерофильным, он должен был иметь строго экстравагинальное возобновление, сохранившееся у *P. glauca* до настоящего времени.

Несмотря на то, что некоторые популяции этого комплекса утратили ксероморфные черты – листья нередко бывают мягкими и даже длинными (*P. altaica*), длина веточек метелки тоже может достигать половины ее длины (*P. tremuloides* Ovcz., *P. shapshalica* Olonova.), этот агрегат находится на очень высокой ступени развития и объединяет высокоспециализированные криофиты. Он является наиболее полиморфным и с морфологической, и с кариологической точки зрения. Кроме того, он легко гибридизирует с представителями других произрастающих рядом комплексов – с *P. nemoralis* в Скандинавии (Palsson, 1986; Олонова, 1998), с *P. attenuata* (образуя aggr. *P. albertii*) и с *P. versicolor* (образуя aggr. *P. crymaphylla* Keng).

Aggr. x *P. balfourii* – один из самых сложных в секции. Виды и популяции неясного таксономического ранга, относящиеся к этому комплексу, более мезоморфны, чем типичные *P. glauca*, и верхний узел у них расположен много выше (Олонова, 1998). Плейстоценовые миграции привели к массовому скрещиванию между *P. nemoralis* и *P. glauca* не только в Скандинавии, но и на территории Средней Европы. Несколько видов этого агрегата отмечается в Центральной Европе. Это *P. balfourii*, *P. jurassica* Chrtek et Jirasek, а также, по-видимому, недавно описанные из Западных Карпат *P. margilicola* Bernatova et Majovsky, *P. sejuncta*, *P. babiogorensis* Bernatova, Majovsky et J. Obuch (Bernatova, Majovsky, 1997; Bernatova et al., 1999). Несколько особняком в этой группе стоит *P. janczewskii* Zapal., который, по мнению Н.Н. Цвелева (2009), может происходить от гибридизации *P. glauca* с карпатским видом *P. deylii* Chrtek et Jirasek (карпатский эндемичный вид родства *P. malacantha* Kom. – *P. arctica*) во время плейстоценового оледенения. Если это предположение подтвердится, то *P. janczewskii* должен будет рассматриваться в рамках секции *Poastena*.

Aggr. x *P. crymophila* включает арктовысокогорные виды родства *P. stepposa* (aggr. *P. versicolor*) x *P. glauca*, которые образовались в местах контакта родительских видов в субальпийском поясе (Олонова, 2010). Морфологически они очень разнообразны, опушение нижних цветковых чешуй варьирует от совершенно голых (*P. psilolepis*) до полностью опушенных в нижней трети (*P. ianthina*). Особи с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями появляются уже на III ступени видов родства *P. nemoralis* – *P. palustris*, но массовый характер этого состояния наблюдается только на IV эволюционной ступени. Можно предположить, что такое сплошное опушение было получено от aggr. x *P. crymophila*, поскольку у *P. glauca* опушение между жилками нижней цветковой чешуи – весьма обычное явление. К этому же агрегату, по-видимому, относится *P. jamaliensis* Probat., правда, очень короткие для *Stenopoa* пыльники последнего наводят на мысль о родстве с видами секции *Abbreviatae*.

Aggr. x *P. albertii*, пожалуй, самый полиморфный агрегат, поскольку родительские виды, как уже было отмечено, также отличаются повышенным полиморфизмом вследствие своей гибридной природы. Виды этого агрегата в высокогорьях внутропической Азии встречаются, пожалуй, чаще, чем родительские *P. glauca* и *P. attenuata*, и отдельные особи гибридогенных популяций иногда настолько морфологически приближаются к родительским видам, что на основании одной особи бывает очень трудно определить видовую принадлежность.

Несколько обособлены от видов родства *P. nemoralis* и *P. palustris* восточноазиатские aggr. *P. sphondylodes* и aggr. *P. faberi* (см. рис. 6. 1).

Aggr. *P. sphondylodes*, включающий помимо центрального вида его разновидность *P. sphondylodes* var. *macerrima* Keng, а также *P. kelungensis* Ohwi, *P. grandispica* Keng ex L. Liu. Интереснейший комплекс, образованный собственно

P. sphondylo-des – обычным и хорошо узнаваемым видом восточного Китая и многочисленными, в разной степени уклоняющимися от типа, популяциями. Представляется, что морфологические отклонения у одной части, главным образом материковой, обусловлены гибридизацией, а у другой (это в наибольшей мере относится к многочисленным мезоморфным, в разной степени морфологически изолированным популяциям гумидных районов Кореи, Японии и Тайваня) является следствием изменения генотипа в результате мутаций. Из них только тайваньский *P. kelungensis* обладает более или менее определенным таксономическим статусом, остальные нуждаются в детальном изучении. *Poa grandispica*, вероятно, является полиплоидом, var. *macerrima*, по-видимому, произошла в результате интрогрессивной гибридизации *P. sphondylodes* и aggr. *P. versicolor*, а *P. plurifolia* – aggr. *P. sphondylodes* и *P. compressa*, очень своеобразного вида, относящегося к подсекции *Tichopoa* (Aschers. et Graebn.) Maire.

Aggr. *P. faberi* включает целый ряд слабо обособленных видов, статус которых нуждается в подтверждении. Обычно это очень тонкие растения с узкими, хотя и мягкими листьями и очень узкими колосками и нижними цветковыми чешуйками. Он включает виды, произрастающие главным образом в гумидных горных районах Китая (провинции Сычуань и Юннань, но по высокогорьям продвигается на север по меньшей мере до провинции Ганьсу). Они стоят на достаточно высокой ступени развития, но ниже, чем *P. glauca*. Похоже, что в этой группе, как отчасти и у aggr. *P. glauca*, имела место особая приспособительная эволюция, не связанная с ксероморфогенезом. Адаптация к существованию в условиях высокогорий у видов этого агрегата выражается в сокращении общей высоты растений и числа междоузлий. У наиболее специализированных видов узлы сближены при основании, однако, в отличие от видов аридных высокогорий Азии, растения там сохраняют мезоморфный или ксеромезоморфный облик: длинные и мягкие листья, метелки с относительно длинными веточками. Причем эти горные виды, похоже, также гибридизируют с видами aggr. *P. glauca*. и aggr. *P. nemoralis*.

Aggr. x *P. figerti* (*P. palustris* x *compressa*). *Poa compressa* настолько далеко отстоит от видов родства *P. nemoralis* и *P. palustris*, что до последнего времени относился, как уже было сказано, к другой подсекции. Тем не менее он, как уже упоминалось, легко гибридизирует и с *P. nemoralis*, и с *P. palustris*, и с *P. sphondylodes*.

Проведенные исследования позволяют предположить следующее.

В эволюции секции *Stenopoa* прослеживаются три вектора – генетические изменения в пределах своей экологической группы, чаще всего выражающиеся в образовании различных кариологических рас; ксерофилизация и криофилизация, причем ксерофилизация выражена наиболее ярко. Очень большая роль в видообразовании и эволюции секции принадлежит гибридизации, нередко образование межсекционных гибридов с секциями *Poa* (подсекция *Malacanthae* Roshev.), *Homalopoa* и *Abbreviatae*.

Подавляющее большинство описанных к настоящему времени видов секции укладывается по меньшей мере в 15 предположительно близкородственных групп (агрегатов). В секции выделяются два основных филума, берущих начало от *P. nemoralis* и *P. palustris*, эволюция в которых проходит по пути ксероморфогенеза. На высшей ступени эволюции граница между этими филумами стирается в результате гибридизации, развитию которой способствуют стабильные и почти одинаковые хромосомные числа. Агрегаты *P. faberi* и *P. glauca* развивались независимо, и их эволюция проходила по пути криоморфогенеза. Тем не менее они тоже вступали в гибридизацию в местах контакта с другими агрегатами секции. Aggr. *P. compressa* занимает обособленное положение, но и в настоящее время легко гибридизирует с *P. nemoralis* и, вероятно, с *P. palustris*. Рассматриваемые здесь агрегаты не одинаковы по происхождению и структуре. Агрегаты *P. nemoralis* – *P. skvortzovii* и *P. palustris* – *P. versicolor* находятся в отношении предок – потомок и образуют эволюционные ряды в понимании Комарова. Ядро aggr. *P. glauca* представляет очень полиморфный вид гибридного происхождения.

Агрегаты *P. intricata*, *P. urssulensis*, *P. crymophila* и *P. albertii* имеют гибридное происхождение и состоят из в разной мере стабилизовавшихся популяций, отдельные особи которых нередко уклоняются в сторону того или иного родительского вида. Совсем небольшое число видов – *P. pseudonemoralis*, *P. hylobates*, *P. arsenjevii* и *P. sichotensis* – относительно хорошо обособлено и не входит ни в какие агрегаты. На основании проведенных исследований можно предположить, что *P. hylobates* произошел в результате гибридизации aggr. *P. versicolor* и *P. asperifolia*, *P. varia* – от гибридизации aggr. *P. versicolor*, с *P. hylobates*, *P. ochotensis* – aggr. *P. versicolor* и *P. sphondylodes*, *P. plurifolia* – от гибридизации *P. compressa* и *P. sphondylodes*. Все высказанные соображения и предположения были сделаны на основании классических методов исследования. Для того чтобы установить действительное происхождение и структуру вышеназванных агрегатов и взаимоотношения между ними, требуются более детальные исследования с привлечением молекулярно-генетических методов.

6.6. Реликтовые мятлики флоры Сибири

Проблеме реликтов в составе флор уделяли большое внимание многие ботаники, главным образом в связи с изучением флорогенеза (Лавренко, 1930, 1967; Гроссет, 1935, 1971; Вульф, 1937, 1938, 1944; Ильин, 1938, 1941; Клеопов, 1938, 1941; Гроссгейм, 1939б; Караваев, 1963; Крашенинников, 1951а, б; Горчаковский, 1963, 1968; Удра, 1982, 1989; Юрцев, 1962 и др.). В Сибири исследование реликтовых элементов началось работами П.Н. Крылова (1891) и активно продолжалось его учениками и последователями (Ревердатто Л.Ф., 1925; Ревердатто В.В., 1934а, 1965 и др.; Соболевская, 1941, 1946 и др.; Куминова, 1949, 1951; Положий, 1964а, б; Крапивкина, 1973а, б; Гудошников, 1978, 1979, 1981), а также ботаниками школы М.Г. Попова (Епова, 1956, 1960; Пешкова, 1960, 1972а, б; Малышев, 1965б, 1972; Киселева, 1978 и др.). Большое внимание изучению реликтовых явлений уделяли в своих работах Л.М. Черепнин (1956, 1957) и И.М. Красноборов (1976, 1977).

Помимо решения флорогенетических вопросов выявление реликтов имеет важное значение и для изучения отдельных систематических групп (семейств, родов), для познания источников их формирования на изучаемой территории. Тем не менее общепринятых критериев географических реликтов до сих пор нет, и поэтому при отнесении того или иного вида к группе реликтов нередко возникают немалые сложности. Наиболее полное и общепринятое определение реликта было дано Е.В. Вульфом (1941), который понимал под реликтами остатки (элементы) древней флоры, имеющей реликтовый ареал, занимаемый им со времени вхождения в состав изучаемой флоры. При этом реликтовые виды отличаются консервативностью и крайне ограниченной вариабельностью. А.И. Толмачев (1974) отмечал, что для реликтов характерны сокращающиеся и дизъюнктивные ареалы. Вид может иметь отдельные реликтовые местонахождения на определенной территории, занятой в современный период изменившейся флорой, в то время как на основной части ареала, где условия, а следовательно, и флора остались прежними, он реликтом не является. Реликт отличает несоответствие природы вида современным условиям, вследствие чего процветание его в данную эпоху на данной территории невозможно. А.В. Положий (1964б, 1965б) подчеркивала, что реликтовые виды приурочены лишь к определенным местообитаниям и консервативно сохраняют морфологические особенности, приобретенные в период формирования вида и утратившие свое приспособительное значение в изменившихся современных условиях.

Как отмечает И.М. Красноборов (1976), в каждой флоре, имеющей сложную историю формирования, прослеживаются реликты различных эпох. Самой же сложной задачей является установление вероятного возраста реликтов, т. е. времени вхождения их в состав флоры на изучаемой территории. В такой крупной и широко распростра-

ненной на территории Сибири группе, как род мятлик, разными исследователями выделяется 10 реликтовых видов, относимых к плиоцену, плейстоцену и голоцену.

Группа третичных (плиоценовых) реликтов на территории Сибири относительно невелика и насчитывает всего два вида. По экологической приуроченности они неморально-лесные. Е.М. Лавренко (1938, 1942), К.А. Соболевская (1941), В.В. Ревердатто (1947) к числу третичных неморальных реликтов на территории Сибири относят *P. remota*. А.В. Положий и Э.Д. Крапивкина (Положий, 1972; Положий, Крапивкина, 1971, 1985) также относят этот вид к третичным реликтам, сохранившимся на территории Сибири в отдельных рефугиумах наряду с другими компонентами широколиственных лесов, такими как *Festuca altissima* All., *Asarum europaeum* L., *Alfredia cernua* (L.) Cass. и др. Главный аргумент в пользу отнесения *P. remota* к числу реликтов – то обстоятельство, что основной ареал этого вида находится в европейской части континента. За Уралом же он распадается на отдельные участки, приуроченные к рефугиумам неморальных реликтов, вне этих убежищ встречаются лишь единичные местонахождения. В качестве основного рефугиума приводится Кузнецкий Алатау (Крылов, 1891, 1902; Ревердатто Л.Ф., 1924, 1925; Ревердатто В.В., 1931; Баранов, Смирнов, 1931; Грубов, 1940; Колокольников, 1941; Куминова, 1973; Крапивкина, 1984 и др.), несколько таких очагов сохранившейся неморальной флоры было описано в Приуралье П.Л. Горчаковским (1957, 1964, 1969 и др.), на Северо-Восточном Алтае, в районе Телецкого озера (Куминова, 1957, 1960; Положий, Крапивкина, 1985), на Юго-Западном Алтае, в районе р. Бухтармы, на хребтах Холзун и Тигереецкий (Келлер, 1914; Семенов, 1926; Гудосников, 1978), в Западном Саяне (Ильин, 1941; Ревердатто, 1940; Назимова, 1963, 1967), в Восточном Саяне (Черепнин, 1957; Положий, Крапивкина, 1985), и самый восточный – на Хамар-Дабане (Епова, 1956, 1960; Киселева, 1978). Г.А. Пешкова (Малышев, Пешкова, 1984) приводит *P. remota* в качестве третичного реликта во флоре Средней Сибири, указывая его миоцен-плиоценовый возраст.

Исследования *P. remota* на территории Сибири показали, что, несмотря на внесение в Красную книгу Томской области, вид этот не так уж и редок и при желании может быть легко обнаружен по опушкам сырых ельников и топким берегам лесных ручьев. Особенности его морфологии, экологической приуроченности и распространения позволяют согласиться с мнением большинства исследователей о древнем возрасте этого вида на нашей территории и принадлежности к неморальному флористическому комплексу, но его реликтовый статус вызывает сомнение, поскольку этот вид вполне адаптирован к современным условиям.

Более значительна группа плейстоценовых реликтов. В.В. Ревердатто (1940 и др.) разделял их на собственно-гляциальные, спустившиеся с гор под влиянием оледенения, и перигляциально-степные, возникшие в приледниковой зоне во время оледенения. А.В. Положий (1965б, 1972) различала среди четвертичных реликтов гляциальные, спустившиеся с гор под действием оледенения, и арктические, сдвинутые ледником на юг из высоких широт.

Изучая флору Приенисейских степей, В.В. Ревердатто (1940 и др.) приводил в качестве гляциальных реликтов *P. dahurica* (рассматривающаяся здесь как разновидность *P. attenuata* с голым каллусом нижней цветковой чешуи). Нахождение альпийских видов в низкогорных степях Хакасии, флора которой, по выражению К.А. Соболевской (1946а), насыщена альпийскими и арктоальпийскими видами, нашедшими здесь, в сходных экологических условиях, вторую родину, давно привлекало внимание исследователей. В.В. Ревердатто (1940) и К.А. Соболевская (1946б), А.В. Положий, А.Т. Мальцева и В.А. Смирнова (Положий и др., 1970, 1976) приводят *P. attenuata* и *P. dahurica* для флоры Хакасских степей и относят последнюю во флоре Хакасии к гляциальным реликтам.

В.М. Ханминчун (1978) отмечал несколько местонахождений высокогорного вида *P. altaica*, обыкновенно приуроченного к скалам альпийского пояса в степном

поясе хр. Восточный Танну-Ола (южная часть Тувы). Там этот вид был собран также на скалах и, как полагал В.М. Ханминчун, он является гляциальным плейстоценовым реликтом данной территории.

Исследования ареалов и эколого-морфологических особенностей обеих разновидностей *P. attenuata* (типовой и var. *dahurica*), а также формы с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями, относимой большинством ботаников к *P. argunensis*, показали, что вопрос о реликтовом характере этих видов в низкогорных степях Хакасии сложнее, чем кажется на первый взгляд. Мелкие, карликовые ксерофильные мятлики, морфологически сходные с *P. attenuata*, как с пучком волосков на каллусе, так и с голым каллусом (var. *dahurica*), как с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуйками, так и с голыми, нередко встречаются в низкогорных каменистых степях Хакасии совместно со «сниженными альпийцами». Имеющиеся данные по филогении ксероморфных видов секции *Stenopoa* и истории развития степной флоры Хакасии позволяют на этой территории причислить к группе гляциальных плейстоценовых реликтов не только относимый ранее к числу реликтов *P. attenuata* var. *dahurica*, но и имеющий высокогорное происхождение *P. attenuata*. Если подтвердится предположение, что хакасская популяция *P. argunensis* на самом деле имеет большую генетическую близость с высокогорными *P. attenuata* и *P. koelzii*, чем с равнинно-степным восточносибирским *P. argunensis*, тогда после решения о статусе и названии этой популяции также надо будет признать ее реликтовое положение в степях Хакасии.

И *P. attenuata*, и *P. koelzii* представляют собой слабо обособленные криофильные высокогорные виды, приуроченные к сухим остепненным каменистым и щебнистым склонам. Но вопрос о происхождении карликовых форм ксерофильных представителей секции *Stenopoa* остается открытым – в низкогорных степях Хакасии и Восточной Сибири они отнюдь не редкость, и вполне вероятно, что они произошли в результате адаптации местных форм к ксерофильным условиям, независимо от высокогорных *P. attenuata* и *P. koelzii*. Если это предположение подтвердится, тогда они не могут рассматриваться как реликты.

Исследования ареала, экологических особенностей и родственных связей *P. altaica* позволяют согласиться с мнением В.М. Ханминчуна (1978), что нахождение *P. altaica* на скалах в степном поясе хр. Восточный Танну-Ола носит реликтовый характер, а вид в случае, если это действительно *P. altaica*, является гляциальным плейстоценовым реликтом. Некоторые сомнения относительно нахождения *P. altaica* на скалах в степном поясе гор возникают из-за того, что этот вид строго приурочен к влажным каменистым осыпям высокогорий, а на территории Сибири к нему традиционно относят и *P. pseudoaltaica* – субальпийский вид предположительно гибридного происхождения (*P. stepposa* × *glauca*), который в силу своих анатомо-морфологических особенностей вполне мог бы обитать и на более низких гипсометрических отметках, и в более сухих условиях.

К числу плейстоценовых реликтов на территории Южной Сибири, по-видимому, относятся также арктические виды, сместившиеся под действием ледника в более низкие широты. Выделяется целая группа арктических видов, имеющих изолированные местонахождения в горах Средней и Южной Сибири.

P. alpigena приводится В.В. Ревердатто (1960) в качестве плейстоценового реликта на территории Среднесибирского плоскогорья. Этот обычный вид арктических и высокогорных тундр был обнаружен им наряду с другими арктовысокогорными видами посреди зоны светлохвойных и темнохвойных лесов, между 57° и 61° с.ш., в не свойственной им обстановке, удаленными на сотни километров от их обычных местообитаний. При этом убедительно доказывается, что в настоящее время проникновение этих видов невозможно ни с севера, ни с юга, что виды эти представляют собой плейстоценовые реликты, и предполагается, что *P. alpigena*, обнаруженный ныне на р. Чуне (57° 20' с.ш.), проник в этот район с севера. Со всеми этими доводами нельзя не согласиться, некото-

рое сомнение вызывает только последнее предположение. В настоящее время нельзя бесспорно утверждать, что родиной *P. alpigena* является Арктика. Столь же вероятно и высокогорное происхождение этого вида. Однако принадлежность этого вида на территории Среднесибирского плоскогорья к плейстоценовым реликтам бесспорна.

В этом же районе на р. Чуне Н.А. Олоновым (1998) были обнаружены и отнесены к числу плейстоценовых реликтов еще два не свойственных данной флоре вида: широко распространенный арктовысокогорный вид *P. glauca* и арктический *P. sublanata*, проникновение которых в этот район можно объяснить только плейстоценовыми миграциями. Нахождение этих видов на Среднесибирском плоскогорье среди лесного пояса также следует признать реликтовым.

Исследования Л.И. Малышева (1972) и В.Н. Сипливинского (1972) показали, что в высокогорной флоре Станового нагорья, и Баргузинского хребта в частности, также содержится целый ряд арктических видов, проникших в Южную Сибирь из Арктики во время плейстоценовых похолоданий и при дальнейшем смягчении климата нашедших убежище в высокогорных флорах. К числу таких видов можно, по-видимому, отнести следующие:

P. arctica – вид, широко распространенный в приполярных областях Северного полушария, однако известно несколько изолированных местонахождений его в высокогорьях Южной Сибири. Л.И. Малышев (1972) отмечает этот вид в высокогорьях Станового нагорья наряду с плейстоценовыми реликтами и указывает несколько местонахождений в Восточном Саяне (Малышев, 1965а). На территории Западной Тувы этот вид один раз был обнаружен А.С. Ревушкиным (1988). Как показали наблюдения в природе, *P. arctica* совершенно нехарактерен для гор Южной Сибири, встречается спорадически, при этом селится преимущественно на прибрежном аллювии. Именно в таких условиях этот вид преимущественно обитает в приполярных областях. Нахождение отдельных изолированных местонахождений *P. arctica*, так сильно удаленных от основного ареала вида, можно объяснить только его реликтовым характером в высокогорьях Южной Сибири.

P. tolmatchewii также является видом арктического происхождения и распространения. Известно его единственное местонахождение в горах Южной Сибири, на Баргузинском хребте, в верховьях р. Томпуды (сборы Л.И. Малышева и Ю.Н. Петроченко; NS), где он был собран на слежавшейся каменистой осыпи. Разумеется, принимая во внимание гибридную природу *P. tolmatchewii*, можно было бы предположить, что найденное растение является не представителем этого вида, а современным гибридом, однако предполагаемый родительский вид *P. arctica*, как уже отмечалось, сам по себе – достаточно редкая находка в горах Южной Сибири, так что гораздо более вероятным представляется его реликтовая природа. Тем более что в этих местах Л.И. Малышев (1972) отмечает множество реликтов арктического происхождения, вошедших в состав флоры в эпоху плейстоценовых оледенений, когда создались наиболее благоприятные условия для подобных миграций. Ближайшее местонахождение *P. tolmatchewii* обнаружено за многие сотни километров от Баргузинского хребта, в бассейне р. Хеты на севере Среднесибирского плоскогорья (Цвелев, 1964). Это позволяет отнести *P. tolmatchewii* на территории Станового нагорья к гляциальным плейстоценовым реликтам.

Более сложным является вопрос о возрасте двух следующих реликтов:

Poa paucispicula, как уже отмечалось, североамерикано-сибирский вид. Основной участок его ареала находится в Арктике. Небольшой изолированный участок его ареала был обнаружен Л.И. Малышевым (1972) на Становом нагорье, В.Н. Сипливинским (1972) на Баргузинском хр., отмечено его нахождение в высокогорьях Байкальского хр. ботаниками Томского университета (сборы В.И. Курбатского и М.В. Олоновой; ТК). Следует признать, что *P. paucispicula* – не очень редкое растение в высокогорьях Станового нагорья, однако предпочитает задернованные участ-

ки, даже если они и очень малы и располагаются среди каменистых осыпей. Экологическая приуроченность этого вида также позволяет предположить его реликтовую природу. Современное изолированное местонахождение *P. paucispicula* в высокогорьях Восточной Сибири можно объяснить его проникновением на эту территорию во время плейстоцена. Поскольку основной ареал этого вида лежит в пределах Арктики, а в горах Южной Сибири этот вид занимает изолированный и достаточно малый участок, причем вид находится в не вполне комфортных условиях, мы вправе отнести его на территории Южной Сибири к реликтам. Однако вопрос о времени вхождения вида в данную флору остается открытым: если принять наиболее вероятную гипотезу берингийского происхождения этого вида, тогда это будет реликт плейстоценового времени. Менее вероятно, но также возможно автохтонное происхождение этого вида в высокогорьях Южной Сибири во время альпийского орогенеза. Если дальнейшими исследованиями будет доказано, что верной является эта гипотеза, то *P. paucispicula* нужно будет считать третичным реликтом.

Сходная ситуация наблюдается в случае с *P. pseudoabbreviata* – другим североамерикано-сибирским видом. Этот вид принадлежит к секции *Abbreviata*, все виды которой обитают в Арктике и, за небольшим исключением, связаны своим распространением с Северной Америкой. В горах Южной Сибири имеется лишь несколько изолированных местонахождений этого вида, отмеченных Л.И. Малышевым (1965б, 1972) в Восточном Саяне и на Становом нагорье. Однако, как уже отмечалось ранее, имеются также основания предполагать автохтонное южносибирское происхождение этого вида. Поэтому, принимая во внимание столь существенную дизъюнкцию ареала, следует отнести этот вид к числу плейстоценовых реликтов, но если подтвердится гипотеза южносибирского происхождения *P. pseudoabbreviata*, этот вид нужно будет переместить в группу третичных реликтов.

В.В. Ревердатто (1940) к числу перигляциально-степных реликтов степных районов Хакасии относит *P. stepposa*. Этот степной сибирский вид был обнаружен также А.В. Положий (1964а) на остепненных склонах по берегам р. Чуни (район Подкаменной Тунгуски) наряду с другими степными видами и отнесен к числу плейстоценовых реликтов. Предполагалось, что этот район в ледниковое время представлял собой перигляциальную область, где смешивались смещенные ледником альпийские, арктические и горно-степные виды. Поэтому вполне можно согласиться, что степные растения, и среди них *P. stepposa*, были оттеснены ледником в этот лесной район из степной зоны во время плейстоценового оледенения. В настоящее время этот участок ареала находится на значительном удалении как от основного ареала, так и от степной зоны, и поэтому отнесение *P. stepposa* в районе Подкаменной Тунгуски к числу плейстоценовых реликтов представляется вполне обоснованным. Но с отнесением этого вида к перигляциальным реликтам в степях Хакасии согласиться нельзя. *Poa stepposa* – обычное растение низкогорных степей и остепненных склонов. На обширных степных пространствах Сибири и юго-востока Европы этот вид находится в оптимальных условиях существования. Он связан многочисленными переходными формами с близкими видами – *P. versicolor* на западе и *P. ochotensis* на востоке. На протяжении всего своего ареала, в том числе и в Хакасии, *P. stepposa* представлен множеством форм, что свидетельствует о высокой пластичности и процветании этого вида. Проведенные исследования не дают оснований относить этот вид на территории Хакасии к числу реликтов.

Для горных территорий Южной Сибири приводятся и голоценовые реликты.

В.М. Ханминчун (1978) при исследовании Карахольской долины, расположенной в лесном поясе хр. Восточный Танну-Ола, обнаружил множество гляциальных реликтов, сохранению которых способствует микроклимат, сложившийся в долине. Вместе с тем были найдены ассоциации степей, встречающихся очень редко на ка-

менистых склонах в центре Карахольской долины, и высказано предположение, что эти степные виды проникли в лесной пояс во время ксеротермического периода голоцена. Вызывает возражение отнесение к числу голоценовых реликтов *P. attenuata*. Безусловно, этот вид в данных условиях в лесном поясе является реликтом, но реликтом не голоценовым, а гляциальным плейстоценовым, поскольку по своей природе *P. attenuata* – вид не степной, а, как уже ранее отмечалось, высокогорный.

И.М. Красноборов (1976) и В.М. Ханминчун (1978) при исследовании хр. Восточный Танну-Ола обнаружили в высокогорьях его южного макросклона ксерофильные элементы, которые являются остатками степей, имевших более широкое распространение в период ксеротермического максимума голоцена. При этом в перечне голоценовых реликтов приводится *P. attenuata*, который, как уже отмечалось, является видом не степным, а высокогорным. Нахождение этого вида в верхнем горном поясе вполне закономерно, поэтому отнесение его к числу голоценовых реликтов вызывает возражение.

Отдельный вопрос – положение *P. botryoides* на северо-востоке страны, где этот сибирский степной вид является содоминантом степных растительных сообществ (Шелудякова, 1938; Юрцев, 1981; Королук, 1996; Синельникова, 2009). Реликтовый статус *P. botryoides* на территориях, частично расположенных за полярным кругом, не вызывает сомнений, но возраст этих реликтов оценивается по-разному, в зависимости от взглядов на происхождение этих степей. Согласно одним воззрениям, *P. botryoides* является плейстоценовым реликтом, согласно другим – голоценовым. Таким образом, вопрос о возрасте этого реликта пока остается открытым.

Исследования мятликов на территории Сибири позволяют отнести к числу географических реликтов 11 видов (подвидов) *Poa*. Все они имеют четвертичный возраст, большинство из них (7) относится к арктической группе, 4 – к гляциальной, и *P. stepposa* в районе Подкаменной Тунгуски является степным реликтом. Исследования подтвердили реликтовый характер 7 видов, рассматриваемых другими авторами в качестве реликтов на разных территориях Сибири, отнесение же к реликтам *P. remota* в Западной Сибири, *P. stepposa* в Хакасии, а также *P. attenuata* и *P. argunensis* f. *tshuensis* в высокогорьях Восточного Танну-Ола не представляется правомерным.

Изучение распространения сибирских мятликов показало, что на территории Евразии в настоящее время существует по меньшей мере три центра видообразования – западноевропейский, центральноазиатско-южносибирский и северо-восточно-азиатский.

Исследования распространения и возможностей формирования как секций, так и отдельных видов позволяют предполагать если не азиатское происхождение мятликов, то по меньшей мере нахождение здесь мощного вторичного центра видообразования. Концентрация в Европе наиболее древних видов с диплоидным набором хромосом не доказывает первоначальности европейского центра развития рода *Poa*. Весьма вероятно, что в Европе находится рефугиум доплейстоценовых видов, которые на территории Центральной Азии и Сибири частично вымерли вследствие своей узкой экологической приуроченности, а частично были вовлечены в гибридизационные процессы, дав начало многочисленным другим видам и формам, которые, расселившись, в свою очередь, дали новые очаги видо- и формообразования.

Проведенные исследования дают основания предполагать, что группа мятликов сибирской флоры сформировалась в основном автохтонно на территории Сибири при несомненном участии мигрантов из северо-восточного центра видообразования, но для уточнения объема этой группы требуется дополнительное изучение.

Данные предположения сделаны на основании классических методов исследования. Для того чтобы установить действительное происхождение и структуру вышеназванных комплексов и взаимоотношения между ними, необходимы более детальные исследования с привлечением молекулярно-генетических методов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования рода *Poa* на территории Сибири показали следующее: род *Poa* на данной территории включает 65 видов, которые относятся к 14 секциям. В результате долговременного исследования рода было обнаружено три вида, *P. skvortzovii*, *P. sphondylodes* и *P. lanata*, новых для Сибири и один – *P. vereczaginii* – для России. Нахождение на территории Сибири *P. korshunensis* не подтвердилось. В ходе исследования было установлено, что на территории Сибири род мятлик представлен как хорошо дифференцированными видами, так и комплексами форм неясного таксономического ранга, имеющими предположительно гибридогенно-апомиктическое происхождение. Особенно богата этими комплексами секция *Stenopoa*.

Важнейшими признаками, пригодными как для диагностики на секционном уровне, так и для филогенетических построений, являются характер поверхности нижних цветковых чешуй между жилками и верхних между киями, характер поверхности килей верхних цветковых чешуй, а также степень замкнутости влагалища верхнего стеблевого листа. Ценными количественными диагностическими признаками внутрисекционного уровня являются длина нижней цветковой чешуи, длина верхней колосковой чешуи, длина влагалища верхнего листа, длина пыльников, отношение длины нижней цветковой чешуи к ее ширине, длина нижней колосковой чешуи, длина колоска, длина наибольшей веточки метелки, ширина пластинки верхнего листа, общая высота растения (признаки перечислены по убывающему значению). Для выявления родственных отношений в секции *Stenopoa* имеет значение характер поверхности оси колоска и длина язычка, а в секции *Macropoa* – характер опушения поверхности язычка.

Анатомические признаки (характер расположения механических тканей в листовой пластинке и отчасти в метелке, особенности эпидермы листовой пластинки, язычка, стебля, цветковых и колосковых чешуй) тоже могут использоваться в систематике мятликов, но главным образом как показатели, отражающие принадлежность к определенным эволюционным линиям, а также указывающие на степень специализации. Признаки ультраструктуры поверхности пыльников и пыльцевых зерен могут быть использованы как показатели филогенетических связей секций и отчасти видов.

Хорологический анализ мятликов, входящих в состав флоры Сибири, показал, что распространение большинства видов (подвидов) ограничено пределами Азии (55 %), 28 % составляют евразийские виды и подвиды, 12 % голарктических видов, 4 % североамерикано-азиатских и 1 % семикосмополитных. Эндемичные сибирские мятлики составляют 34 %, большинство из них приурочено к горам Южной Сибири.

Областью наибольшего видового и внутривидового разнообразия мятликов в Сибири является Алтае-Саянская горная система. В горах отмечено и наибольшее число внутривидовых форм, что указывает на активность процессов эволюции рода.

Анализ ареалов и зонально-поясного распределения *Poa* в Сибири дает основание считать, что группа мятликов сибирской флоры сформировалась в значительной степени автохтонно при участии мигрантов, главным образом из Центральной и Северо-Восточной Азии. На территории Сибири встречается 11 видов (подвидов) мятликов, имеющих изолированные реликтовые местонахождения. Все они четвертич-

ного возраста, что позволяет предполагать активное формирование сибирской группы мятликов в плейстоцене. Анализ распространения мятликов Евразии показывает, что на этом пространстве, по-видимому, существовали три центра видообразования – западноевропейский, центральноазиатско-южносибирский и северо-восточноазиатский. В горах Южной Европы, вероятно, находится рефугиум доплейстоценовых видов, которые на территории Центральной Азии и Сибири частично вымерли, а частично подверглись эволюционным преобразованиям и были вовлечены в гибридизационные процессы.

Широкое распространение гибридизационных процессов в роде *Poa*, высокая полиплоидизация и анеуплоидизация видов рода позволяют предполагать, что эволюция этого рода проходила отчасти (секция *Stenopoa*) по пути перераспределения аллелей, уже имевшихся в геномном наборе предков. Вместе с тем гибридизация могла привести и к деспециализации, и к возникновению новых состояний признаков, отличных от родительских. Исследование морфологического разнообразия рода *Poa* показывает, что род в целом обладает необычайно высоким полиморфизмом и пластичностью, высокой жизнеспособностью, обеспеченной сочетанием нескольких способов размножения, внутри этого рода реализуются самые разнообразные модели видообразования, что обуславливает его широкое распространение и эволюционное процветание.

ЛИТЕРАТУРА

- Авдулов Н.П. Кариосистематическое исследование семейства злаков // *Bul. Appl. Bot., Genet. and Plant Breed.* 1931. Vol. 44. С. 1–428.
- Авена М.А. Математические методы и вычислительная техника в систематике растений на примере жимолости. Рига: Зинатне, 1969. 116 с.
- Агаев М.Г. Вавиловская концепция вида и ее развитие // *Генетика.* 1987. № 11. С. 1949–1969.
- Альбицкая М.А. Проект классификации географических элементов флоры степей Юго-Восточного Алтая // *Изв. Зап.-Сиб. филиала АН СССР. Сер. биол.* 1946. Т. 1. С. 27–32.
- Анели Н.А. Анатомия проводящей системы растений: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси, 1962. 40 с.
- Анели Н.А. Эпидерма как сложная система разнотипных клеток // *Тр. Ин-та фармакохимии АН ГССР.* 1976. Сер. 1, вып. 13. С.153–160.
- Антонов А.С. Основы геносистематики высших растений. М.: МАИК Наука: Интерпериодика, 2000. 135 с.
- Артамонова И.К. Некоторые особенности вегетативного возобновления *Poa longifolia* Trin. // *Науч. докл. высшей школы. Биол. науки.* 1963. Т. 3. С. 44–53.
- Архипов С.А., Вотах Р.М., Гольберт А.В. и др. Последнее оледенение в Нижнем Приобье. Новосибирск: Наука, 1977. 213 с.
- Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ. М.: Мир, 1982. 488 с.
- Балковский Б.Е. О повышении диагностической значимости признаков // *Бот. журн.* 1962. Т. 47, № 9. С. 1309–1314.
- Балковский Б.Е. Признаки и диагностика // *Бот. журн.* 1964. Т. 49, № 9. С. 1279–1285.
- Балковский Б.Е. К вопросу о терминологии диагностических признаков (элементов различения), используемых при определении высших растений // *Бот. журн.* 1967. Т. 52, № 7. С. 907–914.
- Баранов А.И., Скворцов Б.В. Описания новых и малоизвестных растений Манчжурии // *Записки Харбинского общества естествоиспытателей и этнографов.* 1954. № 12. С. 27–38.
- Баранов В.И. Этапы развития флоры и растительности СССР в третичном периоде. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1954. 362 с.
- Баранов В.И., Смирнов М.М. Пихтовая тайга на предгорьях Алтая. Пермь. 1931. 96 с.
- Баранов П.А. К методике количественного анатомического изучения растений. 1. Распределение устьиц // *Бюл. САГУ.* 1924. Вып. 1. С. 1–6.
- Баранова Ю.П., Бискэ С.Ф. Палеоклиматы палеогена и неогена Северо-Восточной Азии // *Континентальные третичные толщи северо-востока Азии.* Новосибирск: Наука, 1979. С. 48–60.
- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г. и др. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во МГУ, 2004. 312 с.
- Берг Р.Л. Экологическая интерпретация корреляционных плеяд // *Вестн. ЛГУ.* 1959. Т.9, № 2. С. 142–152.
- Берг Р.Л. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор // *Применение мат. методов в биологии.* Л., 1964. Вып. 3. С. 23–60.
- Берг Р.Л., Калинин О.М., Колосова Л.Д. Сопоставление внутривидовой и межвидовой изменчивости у вероник (род *Veronica*) // *Журн. общ. биол.* 1973. Т.34, № 2. С. 216–226.
- Бискэ С.Ф. Палеоген и неоген крайнего Северо-Востока СССР. Новосибирск: Наука, 1975. 238 с.
- Бискэ С.Ф., Баранова Ю.П. Основные черты палеогеографии Берингии в дочетвертичном периоде // *Берингия в кайнозой. Владивосток,* 1976. С. 121–128.
- Болховских З.В., Гриф В.Г., Захарьева О.И., Матвеева Т.С. Хромосомные числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969. 269 с.
- Буболо Л.С. Сравнительный анализ ультраструктуры клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флоры о. Врангеля и Ленинградской области // *Бот. журн.* 1984. Т. 69. № 11. С. 1482–1491.

- Бутвиловский В.В. О третичных рефугиумах Алтая // География и природные ресурсы. 1992. № 1. С. 107–111.
- Бялт В.В. Сем. *Poaceae* (R.Br.) Barnhart (*Gramineae* Juss.) // Каталог типовых образцов сосудистых растений Сибири и Российского Дальнего Востока, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE). М.; СПб., КМК. 2012. Ч. 1. С. 69–315.
- Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система. М.; Л.: Сельхозхозгиз, 1931. 32с.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Избр. произведения: в 2 т. Л.: Наука, 1967. Т. 1. С. 7–61.
- Варминг Е. Распределение растений в зависимости от внешних условий (экологическая география растений). СПб., 1902. 474 с.
- Василевич В.И. Что считать естественной классификацией? // Философские проблемы современной биологии. М.; Л., 1966. С. 177–190.
- Василевская В.К. О значении анатомических коэффициентов, как признака засухоустойчивости растений // Бот. журн. 1938. Т.23, № 4. С. 304–320.
- Василевская В.К. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. 183 с.
- Василевская В.К. Анатомический метод при экологических исследованиях // Рефераты докладов по морфологии растений. М., 1968. С. 58–59.
- Василевская В.К. Развитие экологической анатомии в СССР // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 5. С. 654–664.
- Васильев А. Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига, 2005. 640 с.
- Васильева Л.Н. Пиреномицеты и локулоаскомицеты севера Дальнего Востока. Л.: Наука, 1987. 257 с.
- Васильева Л.Н. Типологическая школа систематики // Методологические проблемы биологии и экологии. Владивосток, 1989а. С. 26–43.
- Васильева Л.Н. Проблемы нетипологической систематики // Методологические проблемы биологии и экологии. Владивосток, 1989б. С. 57–70.
- Васильева Л.Н. Философия систематики // Философские основания исследования эволюции живой природы и человека. Владивосток, 1990. С. 127–162.
- Вахрамеев В.А. Роль геологической обстановки в развитии и распространении покрытосеменных флор в меловое время // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1947. Т. 22, № 6. С. 3–17.
- Вахрамеев В.А. Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана // Региональная стратиграфия СССР. 1952. Вып. 1. С. 1–340.
- Водопьянова Н.С., Крогулевич Р.Н. Гольцовая флора окрестностей озера Богатырь // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 1. С. 89–96.
- Волкова В.С. Колебания климата в истории формирования растительности в плиоцен-четвертичное время в Западной Сибири по данным палинологии // Палинология Сибири. М., 1966. С. 15–29.
- Волкова В.С. Верхнеплиоценовые и нижнечетвертичные отложения юга Западной Сибири // Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН ССР. 1971. Вып. 135. С. 61–93.
- Волкова В.С., Попова Л.А. Палинологическая характеристика неогеновых отложений Западно-Сибирской равнины // Палинология кайнозоя в Сибири. Новосибирск, 1975. Вып. 245. С. 34–54.
- Воронцов Н.Н., Голубовский М.Д. Популяционная и эволюционная генетика в СССР в вавилонское время // Вавилонское наследие в современной биологии. М., 1989. С. 270–298.
- Ворошилов В.Н. Критические заметки о некоторых дальневосточных видах мятлика // Бюл. ГБС. 1988. Вып. 150. С. 54–58.
- Вульф Е.В. К вопросу о реликтовой флоре // Сов. бот. 1937. № 2. С. 9–12.
- Вульф Е.В. Понятие о реликтовых видах в ботанической географии // Сов. бот. 1938. № 2. С. 30.
- Вульф Е.В. Понятие о реликте в ботанической географии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Вып. 1. С. 28–60.
- Вульф Е.В. Историческая география растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 545 с.
- Габриэлян Э.Ц. Критические заметки о некоторых кавказских видах рода *Poa* L. // Изв. АН Арм ССР. 1961. Т.14, № 8. С. 71–76.
- Галкин М.А. К использованию анатомических исследований в диагностике и таксономии растений на примере мятликов // Актуальные вопросы фармацеи. Ставрополь, 1974а. Вып. 2. С. 329–331.
- Галкин М.А. Новые виды мятлика (*Poa* L.) с Северного Кавказа // Новости сист. высших раст. Л., 1974б. Т. 11. С. 41–44.

Галкин М.А. Виды мятликов (*Poa* L.) во флоре альпийского и субальпийского поясов северного склона Кавказа // Тез. докл. VI Всес. совещ. по вопр. изучения и освоения флоры и растит. высокогорий. Ставрополь, 1974в. С. 161–163.

Галкин М.А. Род мятлик (*Poa* L.) во флоре Северного Кавказа: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1974г. 23 с.

Галкин М.А. Виды мятликов во флоре альпийского и субальпийского поясов северного склона Кавказа // Использование растит. высокогорий Сов. Союза. Ставрополь, 1977. С. 22–27.

Галкин М.А., Середин Р.М. О микроскопической структуре листьев мятликов флоры Кавказа // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. 1973. № 11. С. 55–59.

Гамаюнова А.П. Род мятлик – *Poa* L. // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1956. Т.1. С. 221–238.

Гинсбург Э.Х., Драговцев В.А. Использование фоновых признаков в разграничении фенотипической и экологической изменчивости // Генетика. 1970. Т. 6, № 6. С. 154–164.

Гитерман Р.Е. Растительность раннего плейстоцена // Основные этапы развития растительности Северной Азии в антропогене. М., 1968. Вып. 117. С. 189–203.

Глотов Н.В., Семериков Л.Ф. Изменчивость дуба черешчатого в Дагестане // Проблемы эволюционной и популяционной генетики. Махачкала, 1978. С. 78–85.

Горчаковский П.Л. История растительности Урала в плейстоцене и голоцене в свете изучения реликтовых элементов флоры // Тез. докл. съезду Всес. Бот. общества. Л., 1957. С. 11–14.

Горчаковский П.Л. Эндемичные и реликтовые элементы во флоре Урала и их происхождение // Материалы по истории флоры и растит. СССР, 1963. Вып. 4. С. 285–375.

Горчаковский П.Л. Реликтовые местонахождения липы мелколистной в лесостепи Тобол-Ишимского междуречья и генезис сибирского крыла ее ареала // Бот. журн. 1964. Т. 49, № 1. С. 7–20.

Горчаковский П.Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала. Свердловск: Изд-во УФ АН СССР, 1968. 207 с.

Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.

Грант В. Эволюционный процесс: Критический обзор эволюционной теории. М.: Мир, 1991. 488 с.

Гриценко В.В., Креславский А.Б., Михеев А.В. и др. Концепции вида и симпатрическое видообразование. М.: Изд-во МГУ, 1983. 193 с.

Гричук М.П. Основные черты изменения растительного покрова Сибири в течение четвертичного периода // Палеогеография четвертичного периода СССР (К VI конгрессу ННКА в Польше). М., 1961. С. 189–205.

Гричук В.П. Флора и растительность // Стратиграфия СССР. Четвертичная система. М., 1982. Т. 1. С. 337–374.

Гричук М.П., Гричук В.П. О приледниковой растительности на территории СССР // Перигляциальные явления на территории СССР. М., 1960. С. 66–99.

Гросвальд М.Г. Покровные ледники континентальных шельфов. М.: Наука, 1983. 216 с.

Гросвальд М.Г. Оледенение антарктического типа в северном полушарии // Материалы гляциологических исследований. 1988. № 63. С. 3–25.

Гросвальд М.Г., Глазовский А.Ф. Взаимодействие оледенения с океаном: палеогеографические аспекты // Палеогеография. Итоги науки и техники ВИНТИ. Сер. «Палеогеография». 1988. Т. 5. 184 с.

Гросвальд М.Г., Котляков В.М., Кренке А.Н. Климат Земли: прошлое, настоящее, будущее. М.: Знание, 1985. 48 с.

Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. Баку, 1939а. Т. 1. 402 с.

Гроссгейм А.А. Типы реликтов // Изв. Азербайдж. филиала АН СССР. 1939б. Вып. 6. С. 74–80.

Гроссет Г.Э. О возрасте реликтовой флоры равнинной Европейской части СССР. Критический анализ реликтового вопроса // Земледелие. 1935. Т. 35, вып. 3. С. 185–234.

Гроссет Г.Э. Перигляциальный климат верхнего плейстоцена, вызвавший исчезновение зоны широколиственных лесов на территории Европы, и возраст реликтов этой формации // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76, вып. 1. С. 18–36.

Грубов В.И. О современном состоянии липового острова в предгорьях Кузнецкого Алатау // Сов. бот. 1940. № 1. С. 84–85.

Грубов В.И. Ботанико-географическое районирование Центральной Азии // Растения Центральной Азии. М.; Л., 1963. Вып. 1. С. 10–69.

Грубов В.И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука, 1982. 443 с.

Губанов И.А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М.: Валанг, 1996. 136 с.

Гудошников С.В. Познание природы черневой тайги на основе анализа ее бриофлоры // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 1. С. 11–19.

- Денисова Г.М. Некоторые особенности побегообразования у *Poa alpina* L. // Бот. журн. 1960. Т. 45, № 10. С. 1552–1554.
- Дорофеев П.И. Третичные флоры Западной Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 345 с.
- Драговцев В.А. Метод оценки роли наследственности и среды в развитии признаков древесных растений, не требующий смены поколений // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 7. С. 939–946.
- Драговцев В.А. О возможности элиминации межиндивидуальной средовой компоненты дисперсии при оценке коэффициента повторяемости у растений // Генетика. 1969. Т. 5, № 2. С. 30–35.
- Драговцев В.А. Экспериментальное сопоставление трех принципов оценки генотипической изменчивости количественных признаков в растительных популяциях // Генетика. 1972. Т. 8, № 1. С. 28–33.
- Драговцев В.А., Острикова В.М. Поиск фоновых признаков для экспресс-оценки генетической изменчивости в растительных популяциях // Генетика. 1972. Т. 8, № 4. С. 33–37.
- Дубинин Н.П. Эволюция популяций и радиация. М.: Наука, 1966. 743 с.
- Дылис Н.В. Реликты ледниковой флоры на р. Верхней Лене // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1947. Т. 52, вып. 4. С. 79–83.
- Дымина Г.Д., Ершова Э.А. Луговые степи и остепненные луга Сибири и использование для их различия экологических шкал Раменского // Бот. исследования Сибири и Казахстана. 2001. Вып. 7. С. 99–111.
- Егорова В. Н. Мятлик луговой // Биологическая флора Московской области. М.: Аргус, 1996. Вып. 12. С. 22–38.
- Егорова В.Н. Мятлик обыкновенный. // Биологическая флора Московской области. М., 2000. Вып. 14. С. 4–15.
- Еленевский А.Г. О видах-агрегатах и полиморфизме // Междунар. науч. конф. по систематике высших растений, посвящая 70-летию со дня рожд. чл.-корр. РАН, проф. В.Н. Тихомирова (Москва, 28–31 января 2002 г.: тез. докл. М., 2002. С. 39–40.
- Еленевский А.Г. Рецензия на книгу «Флора Липецкой области» // Бюл. МОИП. 1998. № 5. С. 68.
- Елькин Ю.А., Ищенко В.Г. Опыт применения бинарных отношений для оценки морфологического сходства (на примере представителей рода *Rana*) // Журн. общ. биол. 1979. Т. 40, № 4. С. 618–621.
- Елова Н.А. Реликты широколиственных лесов в пихтовой тайге Хамар-Дабана // Изв. биолого-географ. научно-исслед. ин-та при Иркутском гос. ун-те им. А.А.Жданова. 1956. Т. 16, вып. 1–4. С. 25–61.
- Елова Н.А. К истории растительности Хамар-Дабана // Науч. чтения памяти М.Г. Попова. Новосибирск, 1960. С. 45–66.
- Ефимов В.М., Ковалева В.Ю. Многомерный анализ биологических данных: учеб. пособие. 2-е изд. СПб.: ВИЗР, 2008. 87 с.
- Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биол. 1979. Т. 40, № 4. С. 587–602.
- Животовский Л.А. Меры популяционной изменчивости комплекса количественных признаков // Журн. общ. биол. 1980а. Т. 41, № 2. С. 177–201.
- Животовский Л.А. Обобщенные показатели популяционной изменчивости по совокупности количественных признаков // Докл. АН СССР. 1980б. Т. 250, № 6. С. 1459–1462.
- Животовский Л.А. Показатель популяционной изменчивости // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38–44.
- Жиров Е.Г. О типе полиплоидии у апомиктического вида *Poa palustris* // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол.-мед. 1968. № 15 (150), вып. 3. С. 111–121.
- Жукова П.Г. Кариологическая характеристика некоторых видов растений острова Врангеля // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 9. С. 1320–1322.
- Жукова П.Г., Петровский В.В. Хромосомные числа некоторых цветковых растений острова Врангеля. II // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 4. С. 554–563.
- Жукова П.Г., Петровский В.В. Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 3. С. 395–401.
- Жукова П.Г., Петровский В.В. Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. II // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 7. С. 963–969.
- Жукова П.Г., Петровский В.В., Плиева Т.В. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 9. С. 1331–1342.
- Завадский К.М. Учение о виде. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. 255 с.
- Завадский К.М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.

- Завалишина С.Ф. Предварительное сообщение о строении узлов и проводящей системы у ячменя // Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та им. А.И. Герцена. 1955. Т.109. С.199–215.
- Заугольнова Л.Б., Михайлова Н.Ф. Исследование структуры особей и ценопопуляций *Poa pratensis* subsp. *angustifolia* (Poaceae) // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 3. С. 292–299.
- Зуев В.В. Структурный анализ признаков филогенетического уровня и родства в систематике растений // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113, № 3. С. 297–303.
- Ильин М.М. Реликтовые элементы во флоре Сибири и их возможное происхождение // Проблемы реликтов флоры СССР. 1938. Вып. 2. С. 26–31.
- Ильин М.М. Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение // Материалы по истории флоры и растит. 1941. Вып. 1. С. 257–292.
- Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 355 с.
- Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 1998. 240 с.
- Камелин Р.В. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. Барнаул: АзБука. 2004. 226 с.
- Камелин Р.В. Новая Флора Алтая (задачи и концепция новой флористической сводки) // Флора Алтая. Т. 1. Барнаул: АзБука, 2005. С. 7–22.
- Караваев М.Н. Краткий анализ флоры степей Центральной Якутии // Бот. журн. 1945. Т. 30. № 2. С. 62–76.
- Караваев М.Н. Краткая характеристика флоры Якутии // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. 1958а. № 2. С. 102–107.
- Караваев М.Н. Фрагменты реликтовых степей с *Helictotrichon krylovii* (N. Pavl.) Henrard. в Якутии // Бот. журн. 1958б. Т. 43, № 4. С. 481–489.
- Караваев М.Н. Конспект флоры Якутии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958в. 189 с.
- Караваев М.Н. Палеогеографический анализ азиатско-американских степей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т. 68, вып. 3. С. 154.
- Кашин А.С. Сальтационное видообразование и апомиксис у покрытосеменных // IX Московское совещ. по филогении раст. М., 1996. С. 66–69.
- Кашин А.С. Структура агамокомплексов и проблема сальтационного видообразования у покрытосеменных // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 1. С.15–29.
- Кашин А.С. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella*. 3. Геномная изменчивость в популяциях и потомство отдельных растений // Бот. журн. 2000. Т. 85, № 12. С. 13–28.
- Кашин А.С., Куприянов П.Г. Апомиксис в эволюции цветковых растений. Онто- и филогенетические проблемы. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1993. 194 с.
- Кашин А.С., Куприянов П.Г. Апомиксис как фактор видообразования у цветковых // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследования. Саратов, 1994. С. 71–75.
- Кейн А. Вид и его эволюция: пер. с англ. М.: Иностранная Литература, 1958. 210 с.
- Келлер Б.А. По долинам и горам Алтая // Тр. почв.-ботанической экспедиции, 1910 г. Петербург, 1914. 25 с.
- Киселева А.А. Неморальные реликты во флоре южного побережья озера Байкал // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 11. С. 1647–1656.
- Клеопов Ю.Д. Реликты во флоре широколиственных лесов Европейской части СССР // Проблема реликтов во флоре СССР. М.; Л., 1938. Вып. 2. С. 16–25.
- Клеопов Ю.Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов Европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растит. СССР. М.; Л., 1941. Вып. 1. С. 183–256.
- Климова Е.В. К методике получения препаратов эпидермы листа злаков // Вестн. Пермского ун-та. Биол. 1995. Вып. 1. С. 41–44.
- Кожевников Ю.П. История ландшафтов Чукотки и смежных территорий. Ч. 1. Л., 1982. 190 с. Деп. в ВИНТИ. М., 1982. № 5910.
- Кожевников Ю.П. Популяционно-генетическая изменчивость видов и ее отражение в систематике растений // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 7. С. 874–887.
- Кожевников Ю.П. География растительности Чукотки. Л.: Наука, 1989. 176 с.
- Кожевников Ю.П. Растительный покров Северной Азии в исторической перспективе. СПб.: НПО «Мир и семья», 1996. 400 с.
- Кожевников Ю.П. Семейство гвоздичных (*Caryophyllaceae*) в Центральной Азии: таксономический состав, география, родственные связи, история: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1997. 56 с.
- Колокольников Л.Б. О распространении липы и некоторых новых растениях Кузнецкого Алатау // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск, 1941. Вып. 5. С. 8.

- Комаров В.Л. Флора Манчжурии // Тр. С.Пб. бот. сада. 1901. Т. 20. С. 524.
- Комаров В.Л. Очерк растительности Якутии. Л.: Изд-во АН СССР, 1927. 26 с.
- Комаров В.Л. Предисловие редактора // Флора СССР. Л.: Наука, 1934. Т. 1. С. 1–12.
- Комаров В.Л. Учение о виде у растений (страницы истории биологии). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 212 с.
- Комаров Н.Ф. Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. М.: Географиз, 1951. 328 с.
- Константинова А.Г. Анатомічні особливості деяких відів р. тонконіг (*Poa* L.) української флори. // Укр. бот. журн. 1960. Т. 17, № 1. С. 51–58.
- Кордюм Е.А. Апомиксис в роде *Poa* L. // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 141–149.
- Коренева Е.В. Растительность голоцена // Основные этапы развития растительности Северной Азии в антропогене. М., 1968. С. 230–236.
- Коржинский С.И. Предварительные замечания // Флора востока Европейской части России. Томск, 1892. С. 9–27.
- Коровин Е.П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1962. Т. 2. 547 с.
- Королюк А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Бот. исследования Сибири и Казахстана. 2006. Вып. 12. С. 3–28.
- Королюк А.Ю., Лащинский Н.Н., Таран Г.С. К развитию системы особо охраняемых природных территорий Алтайского края // Бот. исследования Сибири и Казахстана. 1996. № 2. С. 112–125.
- Королюк А.Ю., Троева Е.И., Черосов М.М. и др. Экологическая оценка флоры и растительности Центральной Якутии. Якутск, 2005. 108 с.
- Кошкарлова В.Л., Кутафьева Т.К., Жидовленко В.А., Стариков Э.В. Комплексное исследование торфяника в окрестностях Игарки // История лесов Сибири в голоцене. Красноярск, 1975. С. 60–71.
- Кравцов В.В. Морфологическое изучение мятлики лугового (*Poa pratensis* L.), произрастающего в разных зонах Ставропольского края // Тр. Ставроп. НИИ сель. хоз. 1975. Вып. 7. С. 222–235.
- Крапивкина Э.Д. Исчезающие, реликтовые и редкие виды растений Кемеровской области и вопросы их охраны // Охрана раст. мира Сибири. Новосибирск, 1984. С. 15–20.
- Красников А.А. К вопросу «разумного» подхода к микровидам // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: тез. докл. II Рос. науч. конф., посвящ. 150-летию со дня рожд. П.Н. Крылова. Томск, 2000. С. 69–70.
- Красноборов И.М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука, 1976. 378 с.
- Красноборов И.М. Третичные реликты во флоре Тувинской АССР // Раст. покров бас. верхнего Енисея. Новосибирск, 1977. С. 4–14.
- Крашенинников И.М. Опыт филогенетического анализа некоторых евразийских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии // Материалы по истории флоры и растит. СССР. М.; Л., 1946. Вып. 2. С. 87–196.
- Крашенинников И.М. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности плейстоцена // Крашенинников И.М. Географические работы. М., 1951а. С. 129–173.
- Крашенинников И.М. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене // Крашенинников И.М. Географические работы. М., 1951б. С. 214–262.
- Крашенинников И.М. Роль и значение Ангарского флористического центра во флорогенетическом развитии основных евразийских групп полыней подрода *Euartemisia* // Материалы по истории флоры и растит. СССР. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 62–128.
- Криштофович А.Н. Основные черты развития третичной флоры Азии // Изв. ГБС. 1930. Т. 29, вып. 3–4. С. 391–403.
- Криштофович А.Н. Развитие ботанико-географических провинций северного полушария с конца мелового периода // Сов. бот. 1936. № 3. С. 9–24.
- Криштофович А.Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы // Материалы по истории флоры и раст. СССР. М.; Л., 1946. Вып. 2. С. 21–86.
- Криштофович А.Н. Происхождение флоры Ангарской суши // Материалы по истории флоры и раст. СССР. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 7–41.
- Крылов П.Н. Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1891. 41 с.
- Крылов П.Н. Краткий очерк флоры Томской губернии и Алтая. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1902. 24 с.
- Крылов П.Н. Флора Алтая и Томской губернии. Томск, 1914. Т. 7. С. 1535–1815.
- Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1928. Т. 2. С. 137–385.
- Крюков А.П., Современные концепции вида и роль российских биологов в их разработке // Проблемы эволюции. Владивосток: Дальнаука, 2003. Т. 5. С. 31–39.

- Куваев В.Б. Новые виды *Poa* L. и *Elytrigia* Desv. (*Poaceae*) // Новости сист. высших раст. Л., 1987. Т. 24. С. 18–24.
- Куваев В.Б., Лазарев А.М. Флора бассейна озера Северное на юго-западе гор Путорана (север Средней Сибири) // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 7. С. 943–957.
- Куминова А.В. Альпийская область Центрального Саяна. Хребты Мирской и Араданский // Изв. Зап.-Сиб. филиала АН СССР. Сер. биол. 1946. № 2. С. 3–40.
- Куминова А.В. Растительность Кемеровской области. Новосибирск, 1949. 167 с.
- Куминова А.В. К современному состоянию липового острова в Кузнецком Алатау // Тр. Том. ун-та, 1951. Т. 116. С. 181–186.
- Куминова А.В. Телецкий рефугиум третичной растительности // Изв. Вост. филиала АН СССР. 1957. № 2. С. 104.
- Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: РИО СО АН СССР, 1960. 450 с.
- Куминова А.В. Характерные черты Алтае-Саянской геоботанической области // Изв. Том. отд. ВБО. 1973. Т. 6. С. 438–461.
- Куприянов П.Г., Кашин А.С. Циклические преобразования в системах семенного размножения цветковых и их связь с процессами видообразования // Общественно-биологические аспекты филогении растений. М., 1991. С. 68–73.
- Куприянова Л.А. Морфология пыльцы однодольных растений // Тр. Ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 1. 1948. Вып. 1. С. 163–262.
- Курченко Е.И. О популяционно-онтогенетическом подходе к изучению полевиц (род *Agrostis* L.) // Бюл. МОИП. 1979. Т. 84, вып. 5. С. 93–105.
- Курченко Е.И. Жизненные формы, популяционная экология, систематика и эволюция рода *Agrostis* L. // Сист. и эволюция злаков. Краснодар, 1991. С. 62–63.
- Курченко Е.И. Род полевица (*Agrostis* L., сем. *Poaceae*) России и сопредельных стран. Морфология, систематика и эволюционные отношения. М.: Прометей, 2010. 516 с.
- Кутлунина Н.А., Саранульцев И.Е. Апомиксис в популяциях уральских мятликов, родственных *Poa pratensis* L. // Биосфера и человечество: сб. материалов конф. молодых ученых памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского. Екатеринбург, 2000. С. 138–141.
- Лавренко Е.М. Лесные реликтовые центры между Карпатами и Алтаем // Журн. Рус. бот. о-ва. 1930. Т. 15, № 4. С. 351–363.
- Лавренко Е.М. История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений // Растительность СССР. М.; Л., 1938. Т. 1. С. 235–296.
- Лавренко Е.М. О флористических элементах и центрах развития флоры Евразийской степной области // Сов. бот. 1942. № 1–3. С. 39–50.
- Лавренко Е.М. Основные черты развития флоры и растительности севера Евразии (Палеарктики) в четвертичное время // Тр. Ин-та географии АН СССР. 1946. Вып. 37. С. 235–296.
- Лавренко Е.М. О термофильных лесных реликтах на Русской равнине, Южном Урале и в Сибири и о перигляциальной растительности (в связи с работами Г.Э. Гроссета 1958–1966) // Бот. журн. 1967. Т. 52, № 3. С. 405–412.
- Лавренко Е.М. О растительности перигляциальных плейстоценовых степей СССР // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 3. С. 313–327.
- Лавренко Е.М., Камелин Р.В. Пустыни Заалтайской Гоби: характеристика растений-доминантов. Л.: Наука, 1988. 215 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 293 с.
- Лебедекина Н.С. Ведущие признаки в филогенетике // Морфологические аспекты эволюции. М., 1980. С. 53–64.
- Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука, 1981. 96 с.
- Левковский В.П., Тихменев Е.А., Левковский Е.П. Клейстогамия арктических злаков // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 1. С. 116–120.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.
- Леонов В.П. Обработка экспериментальных данных на программируемых микрокалькуляторах (Прикладная статистика на БЗ-34, МК-54, МК-61). Томск: Изд-во Том. ун-та, 1990. 376 с.
- Литвинов Д.И. *Poa insignis* L. // Флора СССР. Л.: Addenda, 1934. Т. 2. С. 753–754.
- Литвинов Д.И. *Poa turfosa* Litv. // Список растений Гербария флоры СССР, 1922. Т. 8. С. 135.
- Ломоносова М.Н., Красноборов И.М., Пеньковская Е.Ф. и др. Определитель растений Тувинской АССР. Новосибирск: Наука, 1984. 336 с.
- Любарский Г.Ю. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. М.: КМК Scientific Press, 1996. 436 с.
- Любищев А.А. О применении биометрии в систематике // Вестн. Ленингр. ун-та. 1959. Вып. 2, № 9. С. 128–136.

- Любичев А.А. Проблемы систематики // Проблемы эволюции. Новосибирск, 1968. Т. 1. С. 7–29.
- Любичев А.А. Об ошибках в применении математики в биологии. I. Ошибки от недостатка осведомленности // Журн. общ. биол. 1969а. Т. 30, № 5. С. 572–584.
- Любичев А.А. Об ошибках в применении математики в биологии. II. Ошибки, связанные с избытком энтузиазма // Журн. общ. биол. 1969б. Т. 30, № 6. С. 715–723.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов. М.: Изд-во иностр. лит., 1947. 502 с.
- Майр Э. Популяции, виды, эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Мальшиев Л.И. Проблемы генезиса высокогорной флоры Восточных Саян // Научные чтения памяти М.Г. Попова. Иркутск, 1965 а. 120 с.
- Мальшиев Л.И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л.: Наука, 1965б. 386 с.
- Мальшиев Л.И. Определитель высокогорных растений Южной Сибири. Л.: Наука, 1968. 284 с.
- Мальшиев Л.И. Высокогорная флора Станового нагорья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1972. 272 с.
- Мальшиев Л.И. Генезис высокогорных флор Сибири // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. 1976. № 10, вып. 2. С. 47–55.
- Мальшиев Л.И., Байков К.С., Доронькин В.М. Флористическое деление Азиатской России на основании количественных признаков // Krylovia. 2000. Т. 2, № 1. С. 3–16
- Мальшиев Л.И., Пешикова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. 265 с.
- Мамаев С.А. О закономерностях колебания амплитуды изменчивости признаков в популяциях высших растений // Журн. общ. биол. 1968. Т. 29, № 4. С. 715–723.
- Мамаев С.А. Географическая изменчивость семян сосны обыкновенной // Вопр. географ. изменчивости растений на Урале. Тр. Ин-та экологии раст. и животных. Свердловск, 1970. Вып. 75. С. 3–35.
- Манчур М.М. Оцінка кількісних фенетичних ознак популяцій рослин // Укр. бот. журн. 1993. Т. 50, № 1. С. 140–143.
- Марков К.К., Гричук М.П., Лазуков Г.И. Основные закономерности развития природы территории СССР в четвертичном периоде. М.: Изд-во МГУ, 1961. 174 с.
- Мартынов С.П. К применению принципа Шрикганди для оценки генетической вариации количественных признаков пшеницы // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. 1975. № 5, вып. 1. С. 28–89.
- Медников Б.М. Современное состояние проблемы вида и видообразования // Вавиловское наследие в современной биологии. М., 1989. С. 133–147.
- Мейер Н.Р., Филина Н.И. Признаки пыльца и спор в систематике // Итоги науки и техники. 1987. Сер. бот. Т. 6, вып. 1. С. 138–172.
- Мейер-Меликян Н.Р. Эволюционное значение признаков строения оболочек пыльцевых зерен // IX Моск. совещание по филогении растений. М., 1996. С. 83–85.
- Мирославов Е.А. Некоторые черты ксероморфного строения эпидермиса листа ряда злаков // Бот. журн. 1962. Т. 47, № 9. С. 1339–1342.
- Мирославов Е.А. Материалы по субмикроскопической морфологии эпидермиса злаков // Материалы ко II Всесоюз. симпозиуму по применению электронной микроскопии в бот. исследованиях. Киев, 1967. С. 45–46.
- Мирославов Е.А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1974. 184 с.
- Мирошниченко Е.Я. Изменчивость псевдогамных апомиктов из рода *Poa* L. в связи с составом пыльцы // Полезные растения природной флоры Сибири. Новосибирск, 1967. С. 263–272.
- Мирошниченко Е.Я. Мятлики (виды *Poa* L.) Сибири, перспективные для введения в культуру. Новосибирск: Наука, 1968. 72 с.
- Мирошниченко Е.Я. Апомиктические формы мятликов Сибири и перспективы их интродукции // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 75–80.
- Мирошниченко Е.Я. Изменчивость при псевдогамном апомиксисе у мятликов // Отдаленная гибридизация и апомиксис. Новосибирск, 1982. С. 119–140.
- Мирошниченко Е.Я., Гинсбург Э.Х., Завалишин Н.Н. Выявление и анализ коррелятивных плеяд признаков у апомиктических *Poa pratensis* L. // Изв. Сиб. отд. АН СССР. 1974. № 10, вып. 2. С. 57–63.
- Москалева Г.И. Анатомические методы исследования культурных растений. Л.: Изд-во ВИР, 1989. 76 с.
- Мусаев С.Г., Султанова З.Р. Морфолого-анатомические признаки злаков, их эволюция и анатомическая ценность. Баку, 1993. 12 с. Рукопись деп. в ВИНТИ. М., 1993. № 3089-В93.
- Назаренко А.А. Возможна ли единая концепция вида в орнитологии? Мнение практикующего систематика // Журн. общ. биол. 2001. Т. 62, № 2. С. 180–186.

- Назимова Д.И. Типы леса северной части Западного Саяна // Типы лесов Сибири. М., 1963. С. 108–132.
- Назимова Д.И. Реликты неморальной флоры в лесах Западной Сибири // Лесоведение. 1967. № 3. С. 78–88.
- Намзалов Б.Б. Опыт крупномасштабного картирования растительности гор юго-восточного Алтая // Геобот. картограф. Л., 1990. С. 77–79.
- Нацокин В.Д. История лесной растительности Красноярского края в антропогене // Материалы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1963. С. 281–291.
- Нацокин В.Д. Растительность Красноярского края и ее история // История лесов Сибири в голоцене. Красноярск, 1975. С. 20–36.
- Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 404 с.
- Николаевская Л.Ф., Николаевский В.Г. Закономерности строения сосудисто-волокнистых пучков листьев некоторых злаков (ксерофитов и гидрофитов) // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1967. № 12. С. 69–72.
- Николаевская Т.С. Строение эпидермы цветковых чешуй некоторых видов злаков в сканирующем электронном микроскопе // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 5. С. 684–692.
- Николаевская Т.С., Петрова Л.Р. Структура перикарпия зерновки и цветковых чешуй злаков. Л.: Наука, 1989. 87 с.
- Николаевский В.Г. Сравнительное исследование ксероморфных и мезоморфных признаков в строении листа злаков // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 10. С. 1442–1450.
- Никольская М.В., Кинд Н.В., Сулержицкий Л.Д., Черкасова М.Н. Геохронология и палеогеографические характеристики голоцена // Геохронология четвертичного периода. М., 1980. С. 178–183.
- Никоро З.С., Рокицкий П.Ф. Применение и способы определения коэффициента наследуемости // Генетика. 1972. Т. 8, № 2. С. 42–53.
- Овчинников П.Н. Материалы к познанию мятликов Таджикистана // Изв. Тадж. базы АН СССР. 1933. Т. 1, № 1. С. 7–28.
- Овчинников П.Н. Основные направления видообразования в связи с происхождением типов растительности Средней Азии // Тр. АН Тадж. ССР. 1955. Вып. 31. С. 19–33.
- Овчинников П.Н., Чукавина А.П. *Poa* L. // Флора Таджикистана. М.; Л., 1957. Т. 1. С. 135–189.
- Овчинникова С.В. Изучение пыльцы сибирских видов *Puccinellia* (*Poaceae*) для целей систематики злаков // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 11. С. 1523–1534.
- Овчинникова С.В. Исследования скульптуры поверхности пыльников сибирских видов *Puccinellia* Parl. (*Poaceae*) с помощью сканирующего электронного микроскопа. Новосибирск, 1991. 18 с. Деп. в ВИНТИ. М., 1991. № 750–B91.
- Олонов Н.А. Арктовысокогорные и степные виды во флоре междуречья Подкаменной Тунгуски и Чуни // Сист. зам. по материалам Герб. Том. ун-та. 1998. № 90. С. 23–24.
- Олонова М.В. О таксоне *Poa mariae* Reverd. Томск, 1982. 10 с. Деп. ВИНТИ. М., 1982. № 5708–82.
- Олонова М.В. Анатомическое строение листьев мятликов Южной Сибири. Томск, 1983. 13 с. Деп. ВИНТИ. М., 1983. № 809–83.
- Олонова М.В. *Poa* L.–Мятлик // Флора Сибири. Новосибирск, 1990а. Т. 2. С. 163–186.
- Олонова М.В. К изучению анатомического строения мятликов секции *Stenopoa* (*Poaceae*) в Южной Сибири // Современные пробл. экологической анатомии растений: материалы II Всес. совещ. по экол. анатомии. Владивосток, 1990б. С. 118–119.
- Олонова М.В. К изучению морфологической изменчивости *Poa argunensis* Roshev. на территории Южной Сибири // Бот. журн. 1992а. Т. 77, № 4. С. 76–85.
- Олонова М.В. К изучению мятликов секции *Stenopoa* в Сибири // Сиб. биол. журн. 1992б. № 3. С. 51–56.
- Олонова М.В. Хронологическое изучение таксономической структуры мятликов (*Poa* L.) секции *Stenopoa* Dum. в Сибири // Бот. журн. 1993а. Т. 78, № 9. С. 50–59.
- Олонова М.В. Феногеографическое изучение *Poa glauca* Vahl // Сиб. биол. журн. 1993б. № 3. С. 70–74.
- Олонова М.В. Исследование анатомического строения листьев *Poa palustris* и *Poa argunensis* в популяциях. Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 1997. С. 227–229.
- Олонова М.В. Морфологическая дифференциация *Poa glauca* Vahl // Бот. журн. 1998а. Т. 89, № 9. С. 54–62.

Олонова М.В. Исследование поверхности пыльников и пыльцы некоторых сибирских видов рода мятлик (*Poa* L.) для целей систематики // Пробл. ботан. на рубеже XX-XXI веков: тез. докл., представл. II (X) съезду Русского бот. о-ва 26–29 мая 1998 г. СПб., 1998б. Т. 2. С. 61.

Олонова М.В. Некоторые вопросы истории формирования рода *Poa* L. в Сибири // Бот. исследования Сибири и Казахстана: тр. Герб. им. В.В. Сапожникова. Барнаул, 1998в. Вып. 4. С. 3–18.

Олонова М.В. К вопросу об изучении признаков, используемых в систематике рода мятлик (*Poa* L.). Томск, 1998г. 38 с. Деп. ВИНТИ.

Олонова М.В. Изучение экологической дифференциации *Poa palustris* L. с помощью шкал Раменского // Чтения памяти Ю.А. Львова. II Межрегиональная экологическая конференция. Томск, 1998д. С. 67–68.

Олонова М.В. Система и конспект мятликов (*Poa* L.) в Сибири // Turczaninovia. 1998е. Т. 1, вып. 4. С. 3–17.

Олонова М.В. Род мятлик (*Poa* L.) во флоре Сибири (таксономический состав, анатомия, география, родственные связи): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 1999а. 32 с.

Олонова М.В. Морфологическое разнообразие *Poa pratensis* L. (*Poaceae*) на территории Сибири // Бот. исслед. Сибири и Казахстана: тр. Гербария им. В.В. Сапожникова, 1999б. Вып. 5. С. 3–25.

Олонова М.В. Новые таксоны мятлика (*Poa* L.) из Сибири // Систем. зам. по материалам Герб. им. П.Н. Крылова. 2000а. № 91. С. 4–8.

Олонова М.В. Морфометрическое исследование секций рода *Poa* L. // Систем. зам. по материалам Герб. им. П.Н. Крылова. 2000б. № 92. С. 1–4.

Олонова М.В. Исследование пыльцы и пыльников сибирских мятликов для целей систематики // Krylovia. Сиб. бот. журн. 2000в. Т. 2, № 1. С. 61–66.

Олонова М.В. Популяционное исследование гибридогенных комплексов *Poa palustris* L.–*P. nemoralis* L.–*P. urssulensis* Trin. на юге Западной Сибири // Бот. исслед. Сибири и Казахстана: тр. Гербария им. В.В. Сапожникова. Барнаул, 2001. Вып. 7. С. 13–33.

Олонова М.В. Некоторые особенности систематики мятликов // Эволюционная биология / под ред. В.Н. Стегния: материалы конф. «Проблема вида и видообразования». Томск: Том. гос. ун-т, 2002. Т. 2. С. 180–196.

Олонова М.В. Новое местонахождение *Poa compressa* L. // Систем. зам. по материалам Герб. им. П.Н. Крылова. Томск: Изд-во Том. ун-та. 2003а. № 93. С. 11.

Олонова М.В. К изучению видового комплекса *Poa attenuata* Trin.–*Poa botryoides* Trin. // Систем. зам. по материалам Герб. им. П.Н. Крылова. Томск: Изд-во Том. ун-та. 2003б. № 93. С. 6.

Олонова М.В. О варьировании основных признаков у сибирских ксероморфных видов *Poa* секции *Stenopoa* (*Poaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 7. С. 1034–1045.

Олонова М.В. Проблема филогении фестукоидных злаков на примере рода *Poa* // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 2. С. 297–306.

Олонова М.В. Исследование признаков побегообразования и строения листьев в целях возможного их использования в систематике *Poa pratensis* L. s. l. для разграничения типового подвида и subsp. *angustifolia* (L.) Arcang. // Бот. исслед. Сибири и Казахстана. Вып. 13 / ред. П.Г. Куприянов. Кемерово: КРЭО «Ирбис», 2007. С. 47–67.

Олонова М.В. Обзор секции *Stenopoa* рода *Poa* (*Poaceae*) на территории Сибири // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 6. С. 869–881.

Олонова М.В. Находка *Poa sphondylodes* Trin. на территории Сибири // Систем. зам. по материалам Герб. им. П.Н. Крылова. Том. гос. ун-та. Томск, 2013. № 107. С. 19–21.

Олонова М.В., Gao X. Потенциальные возможности распространения адвентивного растения *Poa compressa* L. в Сибири // Вест. ТГУ. Биология. 2014. № 4 (28). С. 56–69.

Олонова М.В., Горина Н.В., Мезина Н.С. Использование ГИС-технологий для оценки потенциальных возможностей закрепления чужеродных растений на новых территориях // Роговские чтения. Проблемы инженерной геологии, гидрогеологии и геоэкологии урбанизированных территорий: материалы Всерос. конф. с междунар. участием, посвящ. 85-летию со дня рождения профессора Геннадия Маркеловича Рогова. Томск: Изд-во Том. гос. Архит.-строит. ун-та, 2015. С. 229–233.

Павалаке И.И. О южных пределах распространения арктических и арктовысокогорных видов растений на европейской части территории СССР // Ареалы растений флоры СССР. Л., 1976. Вып. 3. С. 143–161.

Павлинов И.Я. Две концепции взвешивания в систематике: взвешивание признаков и взвешивание сходства // Журн. общ. биол. 1988. Т. 49, № 6. С. 752–764.

Павлинов И.Я. Вероятностная интерпретация кладистического признака // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50, № 2. С. 269–276.

Павлинов И.Я. Научный плюрализм и проблема вида в биологии // Артемьева Т.В. и Микешин М.М. (ред.). Философский век. Альманах 33. Карл Линней в России. Санкт-Петербургский центр истории идей, 2007. С. 123–182.

Павлинов И.Я. Проблема вида в биологии – еще один взгляд // Тр. ЗИН РАН. Прил. 1. 2009. С. 250–271.

Пазий В.К. Заметки о некоторых мятликах Средней Азии // Бот. материалы. Герб. Ин-та бот. АН Узб. ССР. 1962. Вып. 18. С. 18–42.

Пазий В.К. Род *Poa* L. // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1968. Т. 1. С. 127–138.

Панов Е.Н. Предисловие // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. М., 1993а. С. 3–5.

Панов Е.Н. Граница вида и гибридизация у птиц // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. М., 1993б. С.53–96.

Петров Д.Ф. Генетически регулируемый апомиксис как способ закрепления гетерозиса и его значение для селекции // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 21–33.

Петрова Л.Р., Николаевская Т.С., Федотова Т.А. Структура поверхности зерновки злаков под сканирующим электронным микроскопом // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 8. С. 1054–1058.

Петрова О.А. Хромосомный состав некоторых злаков флоры УССР в связи с условиями их произрастания // Биол. наука в ун-тах и педин-тах Украины за 50 лет. Харьков, 1968. С. 42–58.

Петровский В.В. Список сосудистых растений острова Врангеля // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 1. С. 113–120.

Петровский В.В., Жукова П.Г. Цитотаксономический обзор однодольных растений острова Врангеля // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 9. С. 1258–1273.

Петровский В.В., Жукова П.Г. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений острова Врангеля // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 3. С. 380–387.

Пешкова Г.А. Краткий анализ флоры степей Приангарья // Науч. чтения памяти М.Г. Попова. Новосибирск, 1960. Вып.1–2. С. 67–98.

Пешкова Г.А. Третичные реликты в степной флоре Байкальской Сибири // Науч. чтения памяти М.Г. Попова. Иркутск, 1972а. Вып. 12–13. С. 25–58.

Пешкова Г.А. Степная флора Байкальской Сибири. М.: Наука, 1972б. 207 с.

Пешкова Г.А. Семейство *Poaceae*, или *Gramineae*, – Мятликовые, или Злаки // Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 1. С. 69–139.

Пешкова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 2001. 192 с.

Пименов М.Г. Систематическая группировка видов рода *Angelica* L. СССР по коэффициентам сходства // Бюл. МОИП. Сер. биол. 1968. Т. 73, вып. 1. С. 124–139.

Пименов М.Г. Математические методы и вычислительная техника в систематике высших растений // Итоги науки и техники. Сер. бот. М., 1987. Т. 8, вып. 2. С. 4–96.

Поддубная-Арнольди В.А. Современное состояние вопроса о бесполом размножении у покрытосеменных растений // Бот. журн. 1940. Т. 25, № 1. С. 75–91.

Положий А.В. Реликтовые и эндемичные виды бобовых во флоре Средней Сибири в аспекте ее послетретичной истории // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол.-мед. 1964а. № 4, вып. 1. С. 3–11.

Положий А.В. Флорогенетический анализ среднесибирских астрагалов // Изв. Томского отд. бот. о-ва. 1964б. Т. 5. С. 32–53.

Положий А.В. О значении и методах изучения истории флоры // Изв. Сиб. отд. АН СССР. 1965а. Т. 8, вып. 2. С. 3–9.

Положий А.В. Эколого-географический анализ семейства бобовых во флоре Средней Сибири // Учен. зап. Том. ун-та. 1965б. № 5. С. 39–48.

Положий А.В. К познанию истории развития современных флор в Приенисейской Сибири // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 136–144.

Положий А.В., Кративкина Э.Д. Географический анализ флоры черневой тайги Кузнецкого Алатау // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. наук. 1971. Вып. 1, № 5. С. 21–30.

Положий А.В., Кративкина Э.Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1985. 158 с.

Положий А.В., Мальцева А.Т. Еще один рефугиум ледниковых реликтов на юге Приенисейской Сибири // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. 1970. Вып. 1. С. 48–56.

Положий А.В., Мальцева А.Т., Смирнова В.А. Анализ флоры островных Приенисейских степей // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. 1976. № 7. С. 910–925.

Попов М.Г. Очерк растительности и флоры Карпат. М.: Изд-во МОИП, 1949. 303 с.

Попов М.Г. Флора Средней Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 1. 555 с.

Попов М.Г. Основы флорогенетики. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 133 с.

Попова Н.И. Спорово-пыльцевые спектры четвертичных отложений Центральной Якутии в связи с историей растительности ее в послетретичное время // Тр. Ин-та биологии. 1955. № 1. С. 34–73.

Поспелова Г.В., Авена М.А. Определение диагностической ценности морфологических признаков // Уч. зап. Латвийского ун-та. 1970. Т. 122. С. 48–70

Поспелова Е.Б. Флора сосудистых растений района озера Левинсон-Лессинга (горы Бырранга, Центральный Таймыр) // Бот. журн. 1995. Т. 80, № 2. С. 58–64.

Поспелова Е.Б., Поспелов И.Н. Флора сосудистых растений Таймыра и сопредельных территорий. М., 2007. Ч.1. 477 с.

Пояркова Е.Н. Анатомическое строение листьев мятликов флоры УССР // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 6. С. 841–844.

Пояркова Е.Н. Мятлики флоры Украинской ССР: автореф. дис. ...канд. биол. наук. Харьков, 1965. 15 с.

Пробатова Н.С. Основные итоги изучения мятликов (*Poa* L.) Советского Дальнего Востока // Ботанические и зоологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1968. Т. 1. С. 63–86.

Пробатова Н.С. К эколого-географической характеристике некоторых видов *Poa* на Камчатке // Комаровские чтения. Владивосток, 1969а. Вып. 15–17. С. 5–17.

Пробатова Н.С. О систематическом положении *Poa radula* Franch. et Savat. и *P. ussuriensis* Roshev. // Вopr. ботаники на Дальнем Востоке. Владивосток, 1969б. С. 93–105.

Пробатова Н.С. К вопросу о системе рода мятлик (*Poa* L.) в связи с изучением его дальневосточных представителей // Комаровские чтения. Владивосток, 1969 в. Вып. 15–17. С. 117–127.

Пробатова Н.С. Мятлики советского Дальнего Востока: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1970. 28 с.

Пробатова Н.С. Новые виды мятлика (*Poa* L.) с Дальнего Востока // Новости сист. высших раст. Л., 1971. Т. 8. С. 25–57.

Пробатова Н.С. О систематическом положении *Poa ircutica* Roshev. // Новости сист. высших раст. Л., 1973а. Т. 10. С. 9–11.

Пробатова Н.С. Новые и редкие виды злаков (*Poaceae*) с Дальнего Востока // Новости сист. высших раст. Л., 1973б. Т. 10. С. 68–79.

Пробатова Н.С. О новом роде *Arctopoa* (Griseb.) Prob. (*Poaceae*) // Новости сист. высших раст. Л., 1974. Т. 11. С. 44–54.

Пробатова Н.С. Особенности систематического состава, распространение и кариологическая характеристика злаков в горных районах Камчатки // Флора и растительность высокогорий. Новосибирск, 1979. Ч. 1. С. 29–33.

Пробатова Н.С. Семейство мятликовые или злаки // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 89–382.

Пробатова Н.С. Кариосистематический анализ агростофлоры притихоокеанских районов Северной Азии // II совещ. по кариологии растений. Новосибирск, 1989. С. 29–31.

Пробатова Н.С. Злаки российского Дальнего Востока: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 1993. 74 с.

Пробатова Н.С. Род *Arctopoa* (Griseb.) Prob. (*Poaceae*): сибирско-северопацифические связи // Проблемы изучения раст. покрова Сибири: тез. докл. Томск, 1995. С. 51–53.

Пробатова Н.С. Род мятлик – *Poa* L. // Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1–8 (1985–1996). Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 352–367.

Пробатова Н.С. Хромосомные числа в семействе *Poaceae* и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. 2007. Вып. 55. С. 9–103.

Пробатова Н.С., Баркалов В.Ю., Рудыка Э.Г. Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Числа хромосом, таксономические и фитогеографические комментарии. Владивосток: Дальнаука, 2007. 392 с.

Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

Прокопьев Е.П. Экологические формулы и экологические группы растений поймы Иртыша. Томск, 1990. 42 с. Деп. ВИНТИ. № 2929-В90.

Прокудин Ю.Н. Род *Poa* L. // Злаки Украины (Анатомо-морфологический, кариосистематический и эколого-фитоценотический обзор). Киев, 1977. С. 332–360.

Радкевич О.Н., Пробатова Н.С. О строении проводящих пучков в узле злаков // Вестн. ЛГУ. 1968. № 15, вып. 3. С. 77–85.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 471 с.

- Расницын А.П. Филогения и систематика // Теор. проблемы современной биологии. Пущино, 1983. С. 41–49.
- Ребристая О.В. Список сосудистых растений острова Муостах (губа Буорхая, арктическая Якутия) // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 41–43.
- Ребристая О.В. Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 334 с.
- Ревердатто Л.Ф. Очерк растительности юго-восточной части Томской губернии // Изв. Том. ун-та. 1924. Т. 74. С. 133–143.
- Ревердатто Л.Ф. К вопросу о судьбе Липового острова в Кузнецком Алатау. Томск, 1925. 6 с.
- Ревердатто В.В. Растительность Сибири. Новосибирск, 1931. 174 с.
- Ревердатто В.В. Новые виды *Роа* Саянских гор // Сист. зам. по материалам Герб. Том. ун-та. 1933. № 3–4. С. 2–3.
- Ревердатто В.В. Ледниковые реликты во флоре Хакасских степей // Тр. Том. ун-та. 1934а. Т. 86. С. 1–8.
- Ревердатто В.В. Новые виды р. *Роа* L. из арктической Сибири // Сист. зам. по материалам Герб. Том. ун-та. 1934б. № 2–3. С. 1–2.
- Ревердатто В.В. Новые виды р. *Роа* L. из Красноярского края // Сист. зам. по материалам Герб. Том. ун-та. 1936. № 8. С. 2–4.
- Ревердатто В.В. Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири // Сов. бот. 1940. № 2. С. 48–64.
- Ревердатто В.В. Флорогенетические этюды о сибирских злаках // Бот. журн. 1947. Т. 32, № 6. С. 254–263.
- Ревердатто В.В. Краткий обзор видов *Роа* Красноярского края // Бот. материалы герб. бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. 1950. Т. 12. С. 31–34.
- Ревердатто В.В. Ледниковые и степные реликты во флоре Средней Сибири в связи с историей флоры // Науч. чтения памяти М.Г. Попова. Новосибирск, 1960. Вып. 1–2. С. 117–135.
- Ревердатто В.В. Флора Красноярского края. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1964. Т. 2. 146 с.
- Ревушкин А.С. Высокогорная флора Алтая. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1988. 320 с.
- Ревушкин А.С. Новые таксоны флоры Горного Алтая // Сист. зам. по материалам Герб. Том. ун-та. 1990. № 88. С. 1–6.
- Ревакина Н.В. Новый вид рода *Роа* с Алтая и Саян // Флора и растительность Алтая: тр. Южно-Сибирского бот. сада. Барнаул, 1996. С. 102.
- Рожевиц Р.Ю. Новые злаки // Изв. Петерб. бот. сада. 1912. Т. 12. С. 120–123.
- Рожевиц Р.Ю. Новые виды *Роа* из Сибири // Бот. Материалы. 1922. Т. 3. С. 91–92.
- Рожевиц Р.Ю. Новые злаки Забайкалья // Изв. Главн. Бот. Сада. 1929. Т. 28. Вып. 3–4. С. 379–385.
- Рожевиц Р.Ю. Новые злаки, II. // Изв. Главн. Бот. сада. 1932. Т. 30. С. 293–304.
- Рожевиц Р.Ю. Мятлик – *Роа* L. // Флора СССР. Л., 1934. Т. 2. С. 36–426.
- Рожевиц Р.Ю. Система злаков в связи с их эволюцией // Сб. науч. работ БИНа АН СССР, выполненных в Ленинграде за 3 года Вел. Отеч. войны. Л., 1946. С. 27–30.
- Рожевиц Р.Ю. Новые злаки. V. // Бот. материалы. Герб. БИН АН СССР. 1949. Т. 9. С. 18–31.
- Рожевиц Р.Ю. Анализ ареалов некоторых характерных для Арктики злаков // Ареал. М.; Л., 1952. Т. 1. С. 20–25.
- Рокицкий П.Ф. Ген и признак // Журн. экспер. биологии. 1931. Т. 21, № 2. С. 34–39.
- Ростова Н.С. Регуляторные и эволюционные перестройки структуры связей между компонентами биологических систем // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту, 1984. С. 31–33.
- Ростова Н.С. Сравнительный анализ корреляционных структур // Исследование биологических систем математическими методами: тр. БиНИИ ЛГУ. 1985а. Т. 37. С. 37–54.
- Ростова Н.С. Изменчивость внутри- и межпопуляционных корреляций количественных морфологических признаков // Микроэволюция. М., 1985б. С. 24–25.
- Ростова Н.С. Изменчивость морфологических признаков // Фенетика природных популяций: материалы IV Всес. совещ. М., 1990. С. 244–256.
- Рубцова З.М. Эволюционное значение апомиксиса: историко-критическое исследование. Л.: Наука, 1989. 154 с.
- Рудой А.Н. Четвертичная гляциогидрология гор Центральной Азии: автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. Томск, 1995. 35 с.
- Русанович И.И. Дискриминантный анализ р. *Betula* // Бюл. ГБС. 1981. Вып. 120. С. 41–46.
- Русанович И.И., Скворцов А.К. Использование дискриминантного анализа для нахождения разграничительных видовых характеристик формы листа берез // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42, № 5. С. 762–769.

- Савченко В.А. Эколого-биологические особенности и онтогенез мятлика Литвинова // Изв. АН Тадж. ССР. Отд. биол. наук. 1967. № 1. С. 6–11.
- Сальникова Л.И. Морфолого-анатомическое изучение близких видов рода Мятлик (Злаковые) // Современные пробл. экологической анатомии растений: материалы II Всес. совещ. по экол. анатомии. Владивосток, 1990. С. 144–145.
- Сарапульцев И.Е. Репродуктивная биология двух арктических видов мятлика // Экология. 1996. № 5. С. 345–349.
- Северцов А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Пробл. микроэволюции. М., 1988а. С. 37–38.
- Северцов А.С. Современные концепции вида // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988б. Т. 93, № 6. С. 3–15.
- Северцов А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51, № 5. С. 579–589.
- Северцов А.С. Теория эволюции. М.: Владос, 2005. 381 с.
- Седельников В.П. Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. Новосибирск: Наука, 1979. 167 с.
- Селедец В.П. Использование экологических шкал при изучении кормовых угодий советского Дальнего Востока и разработке мероприятий по их улучшению // Дикорастущие кормовые злаки советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. С. 209–229.
- Семенов В.Ф. О растительности Бухтарминского края и хребта Холзун // Тр. Сиб. с-х акад. 1926. Т. 6, вып. 9. С. 12–20.
- Серая Г.П. Особенности побегообразования *Poa pratensis* L. в зависимости от влажности почвы // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 3. С. 425–429.
- Сергиевская Л.П. К изучению злаков Сибири // Сист. зам. по материалам Герб. Том. ун-та. 1957. № 81. С. 7–10.
- Сергиевская Л.П. *Poa* L. // Флора Западной Сибири. Томск, 1961. Т. 12, ч. 1. С. 3102–3110.
- Серебрякова Т.И. Побегообразование и жизненные формы некоторых мятликов (*Poa* L.) в связи с их эволюцией // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 11. С. 1536–1556.
- Сергиевская Л.П. Флора Забайкалья. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1969. Т. 2. 148 с.
- Серебрякова Т.И. Ветвление и кущение в семействе *Poaceae* // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 6. С. 858–871.
- Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 360 с.
- Серебрякова Т.И. Эволюционные отношения жизненных форм в некоторых секциях рода *Poa* L. // Проблемы филогении высших растений. М., 1974. С. 116–152.
- Серебрякова Т.И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и режим развития высших растений. М., 1987. С. 3–19.
- Середин Р.М. Особенности анатомического строения листьев северокавказских представителей сем. *Poaceae* // Актуальные вопр. фармацеи. Пятигорск, 1965. Вып. 1. С. 47–49.
- Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.
- Синельникова Н.В. Эколого-флористическая классификация растительных сообществ верховий Колымы / под ред. А.Н. Полежаева; ИБПС ДВО РАН. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2009. 214 с.
- Синицын В.М. Палеогеография Азии. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 267 с.
- Синицын В.М. Древние климаты Евразии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. Т. 1. 232 с.
- Синицын В.М. Введение в палеоклиматологию. Л.: Недра, 1967. 232 с.
- Синицын В.М. Природные условия и климаты территории СССР в раннем и среднем кайнозое / под ред. Н.Н. Верзилина. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. 104 с.
- Сипливинский В.Н. Флорогенетический очерк Баргузинских высокогорий (к истории флоры Прибайкалья) // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 113–135.
- Скворцов А.К. Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 336 с.
- Скворцов А.К. Сущность таксона и проблемы внутривидовой систематики растений (некоторые соображения и предложения) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971а. Т. 76, вып. 5. С. 72–81.
- Скворцов А.К. Сущность таксона и проблемы внутривидовой систематики растений (некоторые соображения и предложения) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971б. Т. 76, вып. 6. С. 74–83.
- Скворцов А.К. В.Л. Комаров и проблема вида // Комаровские чтения. Л., 1972. Т. 24. С. 48–81.
- Скворцов А.К. Микроэволюция и пути видообразования. М.: Знание, 1982. 58 с.
- Скворцов А.К. О виде и внутривидовом разнообразии в новой «Флоре России» // Пробл. бот. на рубеже XX–XXI веков: тез. докл., представл. II (X) съезду Русского бот. о-ва 26–29 мая 1998 г. СПб., 1998. Т. 2. С. 150–151.

- Скворцов А.К. Вид в систематике сегодняшнего дня // Эволюционная биология / под ред. В.Н. Стегния: материалы конф. «Проблема вида и видообразования». Томск: Том. гос. ун-т, 2001. Т. 1. 122–127.
- Скрябин С.З. Фрагменты тонконоговой степи в среднем течении реки Индигирки // Бот. журн. 1964. Т. 49, № 7. С. 989–996.
- Смирнов Е.С. Таксономический анализ. М.: Изд-во МГУ, 1969. 187 с.
- Смирнов Е.С. О кодировании признаков для таксономического анализа // Журн. общ. биол. 1971. Т. 32, № 2. С. 224–228.
- Смирнов П.А. Флора Приокско-Террасного государственного заповедника // Тр. Приокско-Террасного гос. запов. 1958. Вып. 2. С. 3–246.
- Соболевская К.А. Реликтовые ассоциации ледниковой эпохи в Хакасии // Изв. Всесоюз. географ. о-ва. 1941. Т. 73, вып. 3. С. 464–467.
- Соболевская К.А. Географические элементы флоры осоковых Средней Сибири // Изв. Зап.-Сиб. филиала АН СССР. Сер. биол. 1946а. № 1. С. 33–51.
- Соболевская К.А. К вопросу о реликтовой флоре восточных склонов Кузнецкого Алатау и Хакасских степей. // Изв. Зап.-Сиб. филиала АН СССР. Сер. биол. 1946б. № 11. С. 33–40.
- Соболевская К.А. Основные моменты формирования флоры и растительности Тувы с третичного времени // Материалы по истории флоры и растит. СССР. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 249–315.
- Соколовская А.П. Величина пыльцевых зерен и числа хромосом у некоторых арктических видов злаков // Бот. журн. 1955. Т. 40, № 6. С. 850–853.
- Соколовская А.П. Географическое распределение полиплоидных видов растений. (Исследование флоры о. Сахалина) // Вестн. ЛГУ. 1963. Сер. биол. Т. 3, № 15. С. 42–58.
- Соколовская А.П., Пробатова Н.С. Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L. // Бот. журн. 1968. Т. 53, № 12. С. 1737–1743.
- Соколовская А.П., Пробатова Н.С. Кариологическое исследование дальневосточных видов *Poa* L. II // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 1. С. 89–96.
- Соколовская А.Н., Пробатова Н.С. Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР. II // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 9. С. 1247–1257.
- Соколовская А.П., Стрелкова О.С. Явление полиплоидии в высокогорьях Алтая и Памира // Докл. АН СССР. 1938. Т. 21, № 1–2. С. 68–71.
- Соколовская А.П., Стрелкова О.С. Кариологическое исследование высокогорной флоры Главного Кавказского хребта и проблема географического распространения полиплоидов // Докл. АН СССР. 1940. Т. 2, № 5–6. С. 413–416.
- Соколовская А.П., Стрелкова О.С. Полиплоидия и кариологические расы в условиях Арктики // Докл. АН СССР. 1941. Т. 32, № 2. С. 145–147.
- Соколовская А.П., Стрелкова О.С. Географическое распространение полиплоидов (Исследование флоры Алтая) // Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та им. А.И. Герцена. 1948а. Т. 66. С. 179–193.
- Соколовская А.П., Стрелкова О.С. Географическое распределение полиплоидов (Исследование флоры альпийской области Центрального Кавказского хребта) // Учен. зап. Ленингр. пед. ин-та им. А.И. Герцена. 1948б. Т. 66. С. 195–216.
- Соколовская А.П., Стрелкова О.С. Географическое распространение полиплоидных видов // Бот. журн. 1960. Т. 45, № 3. С. 370–381.
- Соколовская А.П., Стрелкова О.С. О закономерностях географического распространения у полиплоидов // Полиплоидия у растений: тр. МОИП. 1962. Т. 5. С. 124–133.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 488 с.
- Солнцева М.П. Основы эмбриологической классификации апомиксиса покрытосеменных // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 87–100.
- Сочава В.Б. Вопросы флорогенеза и филогенеза манчжурского смешанного леса // Материалы по истории флоры и растит. СССР. М.; Л., 1946. Т. 2. С. 283–320.
- Стеббинс Д.Л. О гибридном происхождении покрытосеменных // Бот. журн. 1957. Т. 42, № 10. С. 1503–1506.
- Стегний В.Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. Новосибирск: Изд-во Новосиб. ун-та, 1993. 111 с.
- Стегний В.Н. Проблема разрывов в палеонтологической летописи и сальтационное видообразование // Эволюция жизни на Земле. Томск, 1997. С. 135–136.
- Степанов Н.В. Флорогенетический анализ (на примере северо-восточной части Западного Саяна). Красноярск: Изд-во Краснояр. гос. ун-та, 1994. Ч. 1. 108 с.
- Стоева М.П., Кожухаров С.Н. Популяционные структуры и эволюционные тенденции в секции *Bolboforum* Ashers. et Graebn. на род *Poa* L. I. *Poa badensis* agr. // Фитология. 1984. Кн. 27. С. 3–23.
- Стоянов Н., Стефанов Б. Флора на България. София: Университетска печатница, 1948. 1362 с.

- Сукачев В.Н. История растительности СССР во время плейстоцена // Растительность СССР. М.; Л., 1938. Т. 1. С. 183–234.
- Сухова Г.В. Анатомическая характеристика туркменских видов *Poa* L. // Изв. АН ТССР. 1974. № 2. С. 62–67.
- Сытин А.К. Астрагалы (*Astragalus* L., *Fabaceae*) Восточной Европы и Кавказа: систематика, география, эволюция: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2009. 48 с.
- Татаринов Л.П. Кладистический анализ и филогенетика // Палеонтологический журнал. 1984. № 3. С. 3–16.
- Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М.: Изд-во МОИП, 1948. 302 с.
- Тахтаджян А.Л. Некоторые вопросы теории вида в систематике современных и ископаемых растений // Бот. журн. 1955. Т. 40, № 6. С. 789–796.
- Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 610 с.
- Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970а. 145 с.
- Тахтаджян А.Л. Биосистематика: прошлое, настоящее, будущее // Бот. журн. 1970б. Т. 55, № 3. С. 331–345.
- Тахтаджян А.Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 12. С. 1593–1603.
- Тахтаджян А.Л. Предисловие редактора перевода // Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
- Терентьев П.В. Систематика рода жаба с биометрической точки зрения // Вест. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1961. Вып. 3, № 5. С. 27–44.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. О фенотипическом проявлении генотипа. 1. Геновариация *radius incomplectus* у *Drosophila funebris* // Журн. эксперим. биол. 1925. Сер. А. Т. 1, вып. 3/4. С. 93–142.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Штрезман Е. Видообразование в цепи подвидов настоящих чаек группы серебристая хохотунья-клуша // Тр. Урал. отд. МОИП. Свердловск, 1959. Т. 2. С. 99–115.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Готов Н.В. Очерк учения о популяциях. М.: Наука, 1973. 278 с.
- Тимко В.А. Новый вид мятлика // Бюл. ГБС. 1964. Т. 56. С. 38–42.
- Тихомиров Б.А. Основные этапы развития растительности севера СССР в связи с климатическими колебаниями и деятельностью человека // Бюл. МОИП. 1962. Т. 67, вып. 1. С. 34–58.
- Тихомиров В.Н. Некоторые особенности систематики облигатных апомиктов на примере рода *Alchemilla* L. // Совещ. по объему вида и внутривидовой систематике. Л., 1967. С. 3–55.
- Тихомиров В.Н. Манжетка – *Alchimilla* // Флора Восточной Европы / под ред. Н.Н. Цвелева. СПб., 2001. С. 470–530.
- Толмачев А.И. К флоре юго-западного побережья Карского моря // Бот. журн. 1937. Т. 22, № 2. С. 185–196.
- Толмачев А.И. Об условиях существования третичных флор Арктики // Бот. журн. 1944. Т. 29, № 1. С. 3–17.
- Толмачев А.И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 156 с.
- Толмачев А.И. О происхождении некоторых основных элементов высокогорных флор северного полушария // Материалы по истории флоры и растит. СССР. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 316–360.
- Толмачев А.И. Автохтонное ядро арктической флоры и ее связи с высокогорными флорами Северной и Центральной Азии // Проблемы ботаники. М.; Л., 1962. Т. 6. С. 55–65.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.
- Толмачев А.И. Роль миграций и автохтонного развития в формировании высокогорных флор земного шара // Проблемы ботаники. М.; Л., 1960. Т. 5. С. 18–31.
- Удра И.Ф. О причинах «совмещенности» флор и реликтовых чертах растительности юга Дальнего Востока // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 2. С. 155–165.
- Удра И.Ф. Характер, тип и основные пути миграции семенных растений // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 10. С. 1423–1432.
- Урбах В.Ю. Биометрические методы. М.: Наука, 1964. 416 с.
- Ушаков С.А., Ясаманов Н.А. Дрейф материков и климаты Земли. М.: Мысль, 1984. 206 с.
- Федоров А.А. История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы // Материалы по четвертичному периоду СССР. М., 1952. Вып. 3. С. 230–248.
- Федоров А.А. О флористических связях Восточной Азии с Кавказом на примере изучения рода *Ryugus* L. s.str. // Материалы по истории флоры и растит. СССР. М.; Л., 1958. Т. 3. С. 230–248.
- Федотова К.П. Флора Курганской области. Курган, 1988. 111 с.

- Филатова Н.С. Род *Poa* L. // Иллюстрированный определитель растений Казахстана. Алма-Ата, 1969. С. 92–97.
- Фридман В.С. «Кризис» биологической концепции вида в орнитологии и таксономический статус гибридизирующих и гибридогенных форм // Журн. общ. биол. 1991. Т. 52, № 4. С. 476–487.
- Фридман В.С. Согласованность дивергенции гибридизирующих форм и состоятельность биологической концепции вида у птиц // Журн. общ. биол. 1993. Т. 54, № 1. С. 81–95.
- Фридман В.С. Биологическая и типологическая концепции вида – поглощающий антагонизм или взаимодополнительность? // Современная систематика. Методологические аспекты. тр. НИ ЗММУ. 1996. Т.34. С.183–212.
- Фризен Н. Молекулярные методы, используемые в систематике растений. Барнаул: АзБука, 2007. 64 с.
- Ханминчун В.М. Реликтовые явления во флоре хребта Восточный Танну-Ола // Раст. ресурсы Сибири и их использование. Новосибирск, 1978. С. 25–35.
- Хомутова М.С., Золотовский М.В., Гончарова А.Н. Список растений Алтайского государственного заповедника // Тр. Алт. гос. заповедника. М., 1938. Вып. 2. С. 139–247.
- Хотинский Н.А. Голоцен Северной Азии. М.: Наука, 1977. 200 с.
- Хотинский Н.А., Волкова В.С., Левина Т.П., Лисс О.А. Хронология, периодизация и палеогеография голоцена Западной Сибири // Особенности естеств. географической среды и исторические процессы в Западной Сибири. Томск, 1979. С. 10–12.
- Хохлов С.С. Исторические предпосылки и эволюционное значение апомиксиса покрытосеменных // Докл. АН СССР. 1946а. Т. 52, № 9. С. 811–814.
- Хохлов С.С. Бесполосеменные растения // Учен. зап. Саратов. ун-та. Саратов, 1946б. Т. 16, вып. 1. С. 3–74.
- Хохлов С.С. Перспективы эволюции высших растений // Учен. зап. Саратов. пед. ин-та. Саратов, 1950. Вып. 11. С. 3–197.
- Хохлов С.С. Полиплоидия и апомиксис у покрытосеменных растений // Полиплоидия и селекция. М.; Л., 1965. С. 62–69.
- Хохлов С.С. К методике выявления апомиксиса у покрытосеменных растений // Апомиксис и цитозмбриология растений. Саратов, 1968. С. 7–21.
- Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 167 с.
- Хохряков А.П. Анализ флоры Колымского нагорья. М.: Наука, 1989. 152 с.
- Цвелев Н.Н. *Poa* L.– Мятлик // Арктическая флора СССР. М.; Л., 1964. Вып. 2. С. 112–162.
- Цвелев Н.Н. Об эколого-географических расах в семействе злаков *Gramineae* и их таксономическом ранге // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 8. С. 1099–1108.
- Цвелев Н.Н. О таксономическом ранге членов полиплоидных рядов у высших растений // Совещ. по объему вида и внутривидовой систематике. Л., 1967. С. 59–60.
- Цвелев Н.Н. Злаки // Растения Центральной Азии. Л., 1968. Вып. 4. 246 с.
- Цвелев Н.Н. Некоторые вопросы эволюции злаков (*Poaceae*) // Бот. журн. 1969а. Т. 54, № 3. С. 361–373.
- Цвелев Н.Н. Некоторые вопросы эволюции растительного мира и гипотеза «расширяющейся Земли» // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969б. Т. 74, вып. 4. С. 27–36.
- Цвелев Н.Н. О значении гибридизационных процессов в эволюции злаков (*Poaceae*) // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972а. С. 5–16.
- Цвелев Н.Н. К систематике мятликов (*Poa* L.) европейской части СССР // Новости сист. высших раст. 1972б. Т. 9. С. 47–54.
- Цвелев Н.Н. О значении степени специализации таксонов для их дальнейшей эволюции // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, вып. 2. С. 71–82.
- Цвелев Н.Н. Злаки // Флора европейской части СССР. Л., 1974а. Т. 1. С. 117–368.
- Цвелев Н.Н. О роде мятлик (*Poa* L.) в СССР // Новости сист. высших раст. 1974б. Т. 11. С. 24–41.
- Цвелев Н.Н. Род *Poa* L. – Мятлик // Флора Северо-Востока европейской части СССР. 1974в. Т.1. С. 188–200.
- Цвелев Н.Н. О возможности деспециализации путем гибридогенеза на примере эволюции трибы *Triticeae* семейства злаков (*Poaceae*) // Журн. общ. биол. 1975а. Т. 36, № 1. С. 90–99.
- Цвелев Н.Н. О происхождении и основных направлениях эволюции злаков (*Poaceae*) // Проблемы эволюции. Новосибирск, 1975б. Т.4. С. 107–117.
- Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976а. 788 с.
- Цвелев Н.Н. О происхождении арктических злаков // Бот. журн. 1976б. Т.61, № 10. С. 1354–1363.
- Цвелев Н.Н. Эволюция таксонов рангом выше вида и понятие естественного таксона // Фило-гения высших растений. М.: Наука, 1982. С. 149–151.

- Цвелев Н.Н. Вид как один из таксонов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100, вып. 5. С. 62–68.
- Цвелев Н.Н. Новые тенденции в теории филогении высших растений // IX Московское совещ. по филогении раст. М., 1996. С. 151–153.
- Цвелев Н.Н. О внутривидовых таксонах у высших растений // XI Междунар. совещ. по филогении растений. М., 2003. С. 105–106.
- Цвелев Н.Н. О видах секции *Stenopoa* Dumort. рода мятник (*Poa* L., *Poaceae*) в Восточной Европе // Новости сист. высших раст. 2009. Т. 41. С. 18–53
- Черепнин Л.М. Заметки о древних реликтах Приенисейских степей // Учен. зап. Краснояр. пед. ин-та. 1956. Т. 5. С. 45–50.
- Черепнин Л.М. Особенности флоры юга Красноярского края // Учен. зап. Краснояр. пед. ин-та. 1957. Т. 10. С. 3–11.
- Черепнин Л.М. Флора южной части Красноярского края. Красноярск, 1959. Вып. 2. 240 с.
- Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биол. 1926. Сер. А. Т. 2, вып. 3. С. 54–95.
- Шанцер И.А., Войлокова В. Сколько видов, родственных *Rosa majalis*, растет в европейской части России // Бот. журн. 2008. Т.93, № 11. С. 1690–1703.
- Шанцер И.А., Кутлунина Н.А. Межвидовая гибридизация у шиповников (*Rosa* L.) секции *Caninae* DC. // Изв. РАН. Сер. биол. 2010. № 5. С. 1–10.
- Шварц С.С. Экспериментальные методы исследования начальных стадий микроэволюционного процесса // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция: тр. Всес. совещ. Свердловск, 1965. С. 21–32.
- Шелудякова В.А. Растительность бассейна реки Индигирки // Сов. бот. 1938. № 4–5. С. 43–79.
- Шишкинская Н.А. Об эволюционной роли апомиксиса у злаков // Общебиологические аспекты филогении растений. 1991. М., 1991. С. 117–119.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.: Наука, 1968. 451 с.
- Шмидт В.М. Корреляционная структура признаков некоторых видов и форм зубчатки (*Odontites* Zinn.) // Применение мат. методов в биологии. Л., 1963. Вып. 2. С. 81–89.
- Шмидт В.М. О методе таксономического анализа Е.С. Смирнова и некоторых возможностях его применения в ботанике // Бот. журн. 1962. Т. 47, № 11. С. 1648–1654.
- Шмидт В.М. Опыт анализа дивергенции корреляционных структур систематических категорий // Применение мат. методов в биологии. Л., 1964. Вып. 3. С. 61–69.
- Шнеер В.С. Краткий очерк способов получения, обработки и трактовки данных по последовательностям ДНК в систематике растений. I: Выделение и секвенирование ДНК; выравнивание последовательностей // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 1. С. 3–18.
- Шпинь П.С. Оледенение Кузнецкого Алатау. М.: Наука, 1980. 84 с.
- Штрекер В. Луговые злаки. М.; Л.: Гос. с.-хоз. изд-во, 1931. 311 с.
- Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1962. 440 с.
- Шумилова Л.В. Фитогеография. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1979. 240 с.
- Энглер А. Очерк растительности европейской флоры со времени третичного периода // Ежегодник по геологии и минералогии России. 1906. Т. 8. С. 8–19.
- Эрдтман Г. Морфология пыльцы и систематика растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1956. 485 с.
- Юдин К.А. О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных // Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л., 1974. С. 5–25.
- Юзепчук С.В. Апомиксис и эволюция // Науч. сессия ЛГУ. 1946: тез. докл. подсекции биол. наук. Л., 1946. С. 8–13.
- Юзепчук С.В. Комаровская концепция вида, ее историческое развитие и отражение во «Флоре СССР» // Проблема вида в ботанике. М.; Л., 1958. Т.1. С. 130–204.
- Юрцев Б.А. О флористических связях между степями Сибири и прериями Северной Америки // Бот. журн. 1962. Т. 47, № 3. С. 317–336.
- Юрцев Б.А. Американско-азиатские степные связи и вопрос о древнем элементе арктических и высокогорных флор Северо-Восточной Сибири // Проблемы ботаники. М.; Л., 1966. Вып. 8. С. 60–68.
- Юрцев Б.А. Степные сообщества Чукотской тундры и вопрос о плейстоценовой тундростепи // Проблемы изучения четвертичного периода: тезисы докл. Хабаровск, 1968. С. 133–135.
- Юрцев Б.А. Степные сообщества Чукотской тундры и плейстоценовая «тундростепь» // Бот. журн. 1974а. Т. 59, № 4. С. 484–501.
- Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974б. 160 с.
- Юрцев Б.А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Тр. МОИП. 1976. Т. 12. С. 9–43.

- Юрцев Б.А. Некоторые вопросы ботанической географии Северо-Восточной Азии // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 6. С. 832–847.
- Юрцев Б.А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с.
- Юрцев Б.А. Мегаберингия и криоксерические этапы истории ее растительного покрова // Комаровские чтения. Владивосток, 1986. Вып. 33. С. 3–53.
- Юрцев Б.А., Жукова П.Г. Цитотаксономический обзор однодольных востока Чукотского полуострова // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 8. С. 1132–1144.
- Яблоков А.В. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости как теоретическая основа фенетики популяций // Вавиловское наследие в современной биологии. М 1989. С. 27–37.
- Ясаманов Н.А. Ландшафтно-климатические условия юры, мела и палеогена юга СССР. М.: Наука, 1978. 223 с.
- Ясаманов Н.А. Древние климаты Земли. Л.: Гидрометеониздат, 1985. 295 с.
- Achtaroff B. Phylogenetische und systematische Studien über die *Poa*-Arten Bulgariens // Изв. на българско бот. дружество. 1939. Кн. 8.
- Akerberg E. Apomictic and sexual seed formation in *Poa pratensis* // Hereditas. 1939. Vol. 25. P. 359–370.
- Akerberg E. Cytogenetic studies in *Poa pratensis* and its Hybrid with *Poa alpina* // Hereditas. 1942. Vol. 28, № 1-2. P. 1–126.
- Almgard G. Experiments with *Poa*. I. Studies of *Poa longifolia* Trin. as a fodder grass and a component in interspecific hybrids // K. Lantbrukshogskolans Annaler. 1960. Vol. 26. P. 77–119.
- Anderson A.M. Development of the female gametophyte and caryopsis of *Poa pratensis* and *Poa compressa* // J. Agr. Res. 1927. Vol. 34, № 11. P. 1001–1018.
- Arber A. The Gramineae. A study of cereal, bamboo, and grass. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1934.
- Armstrong J.M. A cytological study of the genus *Poa* L. // Canad. J. of Research. 1937. Vol. 15, № 6. P. 12–32.
- Arnold C.A. An introduction to paleobotany. N.Y., 1947. 344 p.
- Arthur W. Mechanisms of morphological evolution. Chichester; N.Y.; Brisbane; Toronto; Singapore: John Wiley and sons, 1984. 275 p.
- Ascherson P., Graebner P. Synopsis der Mitteleuropaschen Flora. Leipzig, 1900. B. 2. S. 386–437.
- Axelrod D.I. A theory of angiosperms evolution // Evolution. 1952. № 4. P. 29–60.
- Axelrod D.I. The evolution of flowering plants // Evolution after Darwin. Chicago, 1960. Vol. 1. P. 227–305.
- Axelrod D.I. How old are angiosperms? // Amer. J. Sci. 1961. № 259. P. 447–459.
- Axelrod D.I. Rise of the grassland biome Central America // Bot. Rev. 1985. Vol. 51. P. 163–201.
- Babcock E.B., Stebbins G.L. The American species of *Crepis*: their relationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis // Publ. Carnegie Inst. Washington. 1938. № 504. P. 11–99.
- Baksay L. Cytotaxonomical studies on the flora of Hungary // Ann. Hist. Nat. Mus. Natl. Hungarici. Ser. nova. 1956. Vol. 7. P. 321–334.
- Barling D.M. Biological studies in *Poa angustifolia* L. // Watsonia. 1959. Vol. 4. P. 147–168.
- Barling D.M. Leaf measurements and epidermis in *P.angustifolia* L. // Watsonia. 1965. Vol. 6. P. 109–113.
- Bentham G., Hooker J.D. *Poa* L. // Generis plantarum. 1883. Vol. 3. 1196 p.
- Bernatova D., Majovsky J. The *Poa glauca* group in the Western Carpathians I: *Poa margilicola* sp. Nova // Biologia. Bratislava, 1997. Vol. 52. № 1. P. 27–31.
- Bernatova D., Majovsky J., Obuch J. The *Poa glauca* group in the Western Carpathians II: *Poa sejuncta* sp. nova and *Poa babiogorensis* sp. Nova // Biologia. Bratislava, 1999. Vol. 54. № 1. P. 37–41.
- Bessey E. The Phylogeny of the Grasses // Mich. Acad. Sci. 1917. Rep. 19. P. 109–164.
- Bews J.W. The World's grasses. London: Longmans, Green and Co., 1929. 408 p.
- Bierzchudek P. Patterns in plant parthenogenesis // Experientia. 1985. Vol. 41. P. 1255–1264.
- Blinnikov M., Busacca A., Whitlock C. Reconstruction of the Late Pleistocene Columbia Basin Grassland, Washington, USA, based on phytolith records in loess // Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology. 2001. Vol. 2714. P. 1–25.
- Blytt M.N. Norge flora. 1861. Vol. 1. 130 p.
- Bocher T.W., Holmen K., Jacobson K. Flora of Greenland. Copenhagen: Haase and son, 1966. 312 p.
- Boissier E. Flora orientalis. 1884. Vol. 5, f. 2. 868 p.
- Bor N.L. New species of *Poa* from India, Burma and Tibet // Kew Bull. 1948. P. 138–144.
- Bor N.L. The genus *Poa* L. in India // J. of the Bombay Nat. History Soc. 1952. Vol. 50. P. 787–838; Vol. 51. P. 61–103.

Bor N.L. The grasses of Burma, Ceylon, India and Pakistan (excluding Bambusaceae). Oxford: Pergamon press, 1960. 767 p.

Bor N.L. Gramineae // Rechinger K.H. (ed.). Flora Iranica. 1970. Part 70. P. 105–141.

Bouchenak-Khelladi Y., Salamin N., Savolainen V. et al. Large multi-gene phylogenetic trees of the grasses (*Poaceae*): Progress towards complete tribal and generic level sampling // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2008. Vol. 47, № 2. P. 488–505.

Bouchenak-Khelladi Y., Savolainen V., Hodkinson T. R. Diversification of the grasses (*Poaceae*): A phylogenetic approach to reveal macro-evolutionary patterns. P. 451–475 // Seberg, O., Petersen, G., Barfod, A.S., et Davis, J.I. (eds), Diversity, Phylogeny, and Evolution in the Monocotyledons. Aarhus University Press, Århus, 2010a.

Bouchenak-Khelladi Y., Verboom C.A., Savolainen V., Hodkinson T.K. Biogeography of grasses (*Poaceae*): A phylogenetic approach to reveal evolutionary history in geographical space and geological time // Bot. J. of the Linnean Soc. 2010b. Vol. 162. № 4. P. 543–557.

Braune W., Leman A., Taubert H. Pflanzenanatomisches Practicum. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1971. 331 s.

Bredenkamp G.J., Spada F., Kazmierczak E. On the origin of northern and southern hemisphere grasslands // Plant Ecology. 2002. Vol. 163. P. 209–229.

Breemen N. van. How Sphagnum bogs down other plants // Trends Ecol. and Evol. 1995. Vol.10, № 7. P. 270–275.

Bremer B., Eriksson O. Ecological species concept - a replay to Andersson // Taxon. 1992. Vol. 41, № 2. P. 307–309.

Bremer K. Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept. // Systematic biology. 1992. Vol. 41. P. 436–445.

Bremer K. Gondwanian evolution of the grass alliance of families (*Poales*). // Evolution. 2002. Vol. 56. № 7. P. 1374–1387.

Bremer K., Janssen T. Gondwanian origin of major monocot groups from dispersal-vicariance analysis // Aliso. 2006. Vol. 22. P. 22–27.

Brochman C., Gabrielsen T.M., Nordal I. et al. Glacial survival or tabula rasa? The history of North Atlantic biota revisited // Taxon. 2003. Vol. 52. P. 417–450.

Brown W.V. Leaf anatomy in grass systematics // Bot. Gaz. (Chicago). 1958. Vol. 119, № 3. P. 170–178.

Brown W.V. Grass leaf anatomy: its use in systematics // Res. Advances in Bot. Toronto, 1961. Vol. 1. P. 105–108.

Burr S.M., Turner D.M. British economic grasses. Their identification by the leaf anatomy. London, 1933. 94 p.

Cafferty S., Jarvis C.E., Turland N.J. Typification of Linnaean Plant Names in the *Poaceae* (*Gramineae*) // Taxon. 2000. Vol. 49, № 2. P. 239–260.

Carnahan H.L., Hill H.D. Cytology and genetics of forage grasses // Bot. Rev. 1961. Vol. 27, № 1. P. 1–162.

Carson H.L. Speciation and the founder principle // Stadler Genet. Symp. 1971. Vol. 3. P. 51–70.

Carson H.L. The genetics of speciation at the diploid level // Amer. Nat. 1975. Vol. 109, № 965. P. 1–83.

Cerling T.E., Harris J.M., MacFadden B.J. et al. Global vegetation change through the Miocene / Pliocene boundary // Nature. 1997. Vol. 389/11. P. 153–158.

Chase A. First book of grasses. Smithsonian Institution Press, Washington, 1977. DC.

Cid M.S., Brizuela M.A. Grass blade and sheath quantification by microhistological analysis // J. Wildlife Manag. 1990. Vol. 54, № 2. P. 345–352.

Clapham A.R., Tutin T.G., Warburg E.F. Flora of British Isles. Cambridge: University Press, 1952. 1591 p.

Clark C.A., Gould F.W. Some epidermal characteristics of paleas of *Dichanthelium*, *Panicum* and *Echinochloa* // Amer. J. Bot. 1975. Vol. 62, № 7. P. 743–748.

Clausen J. Partial apomixis as an equilibrium system in evolution // Cariologia. 1954. Vol. 6, № 1–3. P. 469–479.

Clausen J. Introgression facilitated by apomixis in polyploid poas // Euphytica. 1961. Vol. 10, № 1. P. 87–94.

Clausen J., Grun P., Nygren A., Nobs M. Genetics and evolution of *Poa* // Carnegie Inst. Washington. 1951. № 50. P. 109–111.

Clausen J., Hiesey W.M. Experimental studies on the nature of species / IV. Genetic structure of ecological races // Carnegie Inst. Washington Pub. 1958. Vol. 57. 615 p.

- Clausen J., Keck D., Hiesey W. Experimental taxonomy // Carnegie Inst. Washington. 1944. № 43. P. 69–81.
- Clausen J., Keck D., Hiesey W. Experimental taxonomy // Carnegie Inst. Washington. 1945. № 44. P. 71–83.
- Clausen J., Keck D., Hiesey W. Experimental taxonomy // Carnegie Inst. Washington. 1947. № 46. P. 95–104.
- Clausen J., Keck D., Hiesey W. Experimental taxonomy // Carnegie Inst. Washington. 1948. № 47. P. 105–110.
- Clayton W.D. Introduction to Arber's «The Gramineae» // A. Arber. The Gramineae, a study of cereal, bamboo, and grass // The reprint ed. Leutershausen: Cramer, 1965. P. i-xxxiii.
- Clayton W.D., Renwoize S.A. Genera Graminum. Grasses of the world. London: Her Majesty's Stationary office, 1986.
- Chase A., Nils C.D. Index to Grass species. Boston: G.K. Hall and Co., 1962. Vol. 3. 537 p.
- Cracraft J. Species concept and speciation analysis // Current ornithology. 1983. Vol. 1. P. 159–187.
- Cracraft J. Species concept in theoretical and applied biology: a systematic debate with consequences // Wheeler Q.D., Meier R. (eds). Species concepts and phylogenetic theory: a debate. NY: Columbia Univ. Press, 2000. p. 3–14.
- Crowson R.A. Classification and biology. L. Heinemann Educ. Publ., 1970. 350 p.
- Clifford H.T., Watson L. Identifying grasses. Data, methods and illustrating. Brisbane, 1977. 146 p.
- Cody W.J., Porsild E.A. Checklist of the vascular plants of continental northwest territories Canada. Ottawa, 1968. 102 p.
- Connor H.E. Evolution of Reproductive Systems in the Gramineae // Ann. of the Missouri Bot. Gard. 1981. Vol. 68. P. 48–74.
- Conran J.G. Biogeographic studies in the monocotyledons: an overview of methods and literature // Wilson K.L., Morrison D.A. Monocots: Systematics and Evolution. Melbourne: CSIRO, 2000.
- Cope T.A. Poaceae // Nasir E., Ali S.I. (ed.) Flora of Pakistan. 1982. P. 1–168.
- Cornet B. Upper Cretaceous facies, fossil plants, amber, insects and dinosaur bones. Sayreville, New Jersey. URL: <http://www.sunstar-solutions.com/sunstar/Sayreville/Kfacies.htm>. 2002. (accessed: 17.03.2008).
- Coughenour M.B. Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exabations, and interacting processes // Ann. Of Missouri Bot. Gard. 1985. Vol. 72. P. 852–863.
- Coyne J.A., Orr H.A. Speciation. Sinauer Associates, 2004. 545 p.
- Crepet W.L., Feldman G.D. The earliest remains of grasses in fossil records // Amer. J. Bot. 1991. Vol. 78. P. 1010–1014.
- Cronquist A. Onse again, what is a species? // Beltsville Sinp. Agric. Research. 1978. Vol. 2. P. 3–20.
- Cross R.A. Distribution of subfamilies of Gramineae in the Old World // Kew Bull. 1980. № 35. P. 279–289.
- Dalgre R.M.T., Clifford H.T., Yeo P.F. The families of the Monocotyledons. Structure, evolution, and taxonomy. Berlin; New York; Springer-Verlag, 1985. 520 p.
- Daoud H.S., Brown W.V. Histological studies on xerothermism in grasses: the relation of leaf position to structure // Phytomorph. 1956. Vol. 6. P. 185–195.
- Davis J.A. Genetic and environmental determination of leaf epidermal anatomy in *Puccinellia* (Poaceae) // Amer. J. Bot., 1977. Vol. 74, № 11. P. 1744–1749.
- Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. 2ed. New York, 1941. 446 p.
- Dumortier B.C. Observations sur les Graminees de la Flora Belgique. Tournay: I. Custerman, 1823.
- Duval-Jouve M.I. Etude anatomique de quelques Graminees, et en particulier des Agropyrum de l'herault // Mem. Acad. Montpellier. 1870. P. 309–408.
- Duval-Jouve M.I. Histotaxie des feuilles de Graminees // Ann. Sci. Nat. Bot. 1875. Ser. 6, № 1. P. 294–371.
- Edmondson J.R. Infrageneric taxa in European *Poa* L. // Bot. Journ. of the Linnean Society. 1978. Vol. 76. P. 329–334.
- Edmondson J.R. *Poa* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 159–167.
- Edwards E.J., Osborn C.P., Stromberg C.A.E., Smith S.A. C₄ Grasses Consortium. The origin of C₄ grasslands: integrating of evolutionary and ecosystem science // Science. 2010. Vol. 328. P. 587–591.
- Ellis R.P. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf-blade as viewed in transverse section // Bothalia. 1979a. Vol. 12. P. 65–109.
- Ellis R.P. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II The epidermis as seen in surface view // Bothalia. 1979b. Vol. 12. P. 641–671.
- Ellis R.P. A review of comparative leaf anatomy in the systematics of the Poaceae the past twenty-five years // Grass Syst. and Evolution: Int. Simp. Washington D.C.: London, 1986. P. 3–10.

- Elredge N., Gould S.J.* Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // Models in Paleobiology. San-Francisco, 1972. P. 82–115.
- Estabrook G.F.* Fifty years of character compatibility concepts at work // Journal of Systematics and Evolution. 2008. № 46. P. 109–129.
- Flovic K.* Chromosome numbers and polyploidy within the flora of Spitzbergen // Hereditas. 1940. Vol. 26, № 3–4. P. 430–440.
- Flovic K.* Cytological studies of arctic grasses // Hereditas. 1938. Vol. 24, №. 2. P. 265–376.
- Gandolfo M.A., Nixon K.C., Crepet W.L.* Monocotyledons: a review of their early Cretaceous record. In: Wilson K.L., Morrison D.A. Monocots: Systematics and Evolution. Melbourne: CSIRO, 2000. P. 44–51.
- Garcia-Gonzalez R.* Epidermis foliares de algunas especies de *Festuca*, *Poa* y *Bellardiachloa* en el Pirineo Occidental // Anales Jard. Bot. Madrid. 1983. T. 39, № 2. P. 389–404.
- Gerhardt von.E.* *Poa figerti* (*nemoralis* x *compressa*) n. hybr. m. // Deutsch. Bot. Monatscher. 1892. B. 10. S. 152–155.
- Germeraad J.H., Hopping C.A., Muller J.* Palynology of Tertiary sediments from tropical area. // Rev. Paleobot. Palynol. 1968. Vol. 6. P. 189–348.
- Gibson D.J.* Grasses and grassland ecology. NY. Oxford Univ. Press, 2009. 313 p.
- Gillespie L.J., Archambault A., Soreng R.J.* Phylogeny of *Poa* (*Poaceae*) based on trnT–trnF sequence data: major clades and basal relationships // Aliso. 2007. Vol. 23. P. 420–434.
- Gillespie L.J., Boles D R.* Phylogenetic relationships and infraspecific variation in Canadian Arctic *Poa* based on chloroplast DNA restriction site data // Can. J. Bot. 2001. Vol.79. P. 679–701.
- Gillespie L.J., Consaul L.L., Aiken S.G.* Hybridisation and the origin of the arctic grass *Poa hartzii* (*Poaceae*): evidence from morphology and chloroplast DNA restriction site data // Can. J. Bot. 1997. Vol. 75. P. 1978–1997.
- Gillespie L.J., Soreng R.J.* A phylogenetic analysis of the Bluegrass genus *Poa* based on cpDNA restriction site data // Systematic Botany. 2005. Vol. 30, №. 1. P. 84–105.
- Girija R.P.* Key to some Kansas (USA) grasses based upon leaf anatomy // Rev. Fac. Sci. Univ. Lisboa. 1969–1970. Part 16, № 1. P. 281–290.
- Gleason H.A.* New Britton and Brown illustrated flora of the northeastern United States and adjacent Canada. Vol. 1. N.Y., N.Y. Bot. Gard., 1963. 590 p.
- Gleason H.A., Cronquist A.* Manual of vascular plants of northeastern United States and adjacent Canada. 2nd ed. N. Y., 1993. 910 p.
- Gmelin D.D.* Flora sibirica. Petropoli. 1757. Vol. I. 221 p.
- Goldshmidt R.* The material basis of evolution. New Haven: Yale Univ. Press, 1940. 436 p.
- GPWG [Grass Phylogeny Working Group. Authors listed alphabetically: N.P. Barker, L.G. Clark, J.I. Davis, M.R. Duvall, G.F. Guala, C. Hsiao, E.A. Kellogg, H.P. Linder, R.J. Mason-Gamer, S.Y. Mathews, M.P. Simmons, R.J. Soreng, R.E. Spangler] Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (*Poaceae*) // Ann. Missouri Bot. Gard. 2001. № 88. P. 373–457.
- Grant V.* The plant species in theory and practice // The species problem. Publ. Amer. Assoc. Adv. Sci. 1957. № 50. P. 39–80.
- Grisebach A.* *Gramineae* // Ledebour, Flora rossica. Stuttgartiae, 1853. Vol. 4. P. 324–484.
- Grob G.* Beitrage zur Anatomie der Epidermis der gramineen Blatter // Bibl. Bot. 1897. B.7, № 36. S. 1–107.
- Grontved J.* The Pteridophyta and spermatophyta of Iceland. // The botany of Iceland. 1942. Vol. 4. P. 1–428.
- Grun P.* Cytogenetic studies of *Poa*. II. The pairing of chromosomes in species and interspecific hybrids // Amer. Jour. Bot. 1955. Vol. 42, № 1. P. 11–18.
- Gunzel G.* Weitere Beitrage zur kenntnis der Blattanatomie africanischer Graser // Bot. Jb. 1921. № 126. S. 1–26.
- Gupta M., Chyi Y.S., Romero-Severson J., Owen J.L.* Amplification of DNA markers from evolutionarily diverse genomes using single primers of simple-sequence repeats // Theoret. Appl. Genet. 1994. Vol. 89. P. 998–1006.
- Gustaffson A.* Apomixis in higher plants. Pt. I. The Mechanism of Apomixis // Lunds. Univ. Arsskr. N.F. 1946. Vol. 42, № 3. P. 1–68.
- Gustaffson A.* Apomixis in higher plants. Pt.II. The causal aspect of apomixis // Acta Univ. Lunden. 1947. Vol. 2. P. 71–178.
- Hackel E.* Monographia Festucarum europearum. Kassel-Berlin, 1882. 402 s.
- Hackel E.* *Gramineae* // Engler, Prantle. Die naturlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1887. B. 2, № 2. P.1–98.

- Hagerup O. Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie und Philogenie // *Hereditas*. 1932. B. 16. S. 19–40.
- Halperin M. A taxonomic study of *Poa bulbosa* L. // *Univ. Calif. Publ. Bot.* 1931. Vol. 16, № 6. P. 171–183.
- Hanelt P., Mettin D. Spetiation process within the genus *Vicia* L. // *Abstr. pap. presented at the XII Int. Bot. Congr. Leningrad*, 1975. Vol. 1. P. 14.
- Hartley W. Studies on the origin, evolution and distribution of *Gramineae*. Y. The subfamily *Festucoideae* // *Austral J. Bot.* 1973. Vol. 21. P. 201–234.
- Hartley W. Studies on the origin, evolution and distribution of *Gramineae*. IY. The genus *Poa* L. // *Austral J. Bot.* 1961. Vol. 9, № 2. P. 152–161.
- Hartmann H. Neue und wenig bekannte Blütenpflanzen aus Ladakh mit einem Nachtrag zur Flora des Karakorum // *Candollea*. 1984. B. 39. S. 510–537.
- Hartung M.F. Chromosome numbers in *Poa*, *Agropyron* and *Elymus*. // *Amer. J. Bot.* 1946. Vol. 33, № 6. P. 516–532.
- Hedberg O. Cyto-taxonomic studies in Scottish mountain plants, notary *Deschampsia caespitosa* (L.) P.B. s. lat. // *Svensk. Bot. Tidskr.* 1958. Vol. 52, № 1. P. 37–46.
- Hegi G. *Illustrated Flora von Mitteleuropa*. Munchen, 1906. B. I. 402 s.
- Hennig W. *Philogenetic systematics*. Urbana: Univ. Illinois press, 1966. 263 p.
- Hernandez A.M. Estudio monografico de los generos *Poa* y *Bellardiochloa* en la Peninsula Iberica y Islas Baleares. Vaduz: J.Cramer ed., 1978. 328 p.
- Herrera-Arietta Y., Grant W.F. Anatomy of the *Muhlenbergia montana* complex (*Poaceae*) // *American J. Botany*. 1994. Vol. 81, № 8. P. 1038–1044.
- Hewitt G.M. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation // *Biolog. Linnean Society*. 1996. № 58: P 247–276.
- Hewitt G.M. Speciation, hybrid zones and phylogeography – or seeng genes in space and time // *Molecular ecology*. 2001. Vol. 10. P. 537–549.
- Heywood V.H. The species «aggregate» in theory and practice // *Regn. Veg.* 1963. Vol. 27. P. 26–37.
- Hiesey W.M., Nobs M.A. Genetic and transplant structure on contrasting species and ecological races of the *Achillea millefolium* complex // *Bot. Gazette*. 1970. Vol. 131. P. 245–259.
- Hiesey W.M., Nobs M.A. Experimental studies on the nature of species. VI. Interspecific hybrids derivatives between facultatively apomictic species of bluegrasses and their responses to contrasting environments / *Carnegie Institution of Washington Publication* 636. Washington, D.C., 1982. 120 p.
- Hitchcock A.S. *Manual of grasses of the United States*. U.S.D.A., Misc. Pub. 1935. № 200.
- Hitchcock C.L. *Vascular plants of the Pacific Northwest* // *Univ. Washington Publ. Biol.* 1969. Vol. 17, № 1. P. 648–983.
- Hodkinson T.R., Salamin N., Chase M.W. et al. Larde trees, supertrees and diversification of the grass family // *Aliso*. 2007. Vol. 23. P. 248–258.
- Holmen K. Cytological studies in the flora of Peary land, North Greenland // *Meddel Gronland*. 1952. Vol. 128, № 5. 40 p.
- Hopkins D. The cenozoic history of Beringia. A synthesis // *The Bering Land Bridge*. Stanford. 1967. P. 451–484.
- Hopkins D. The paleogeography and climate history of Beringia during late cenozoic time // *Inter-Nord*. 1972. № 12. P. 1–62.
- Hubbard C.E. *Grasses. A guide to their structure, identification, uses, and distribution in the British Isles*. Hardmondsworth, Middlesex: Penguin books LTD, 1954. 428 p.
- Hull D.L. The ideal species concept – and why we can't got it. In: Claridge M.F. et al. (eds.) *Species. The units of biodiversity*. N.Y.: Chapman et Hall., 1997. P. 357–380.
- Hulten E. *Outline of the history of Arctic and boreal biota during the quarternary period*. Stockholm, 1937. 168 p.
- Hulten E. *Flora of Alaska and Jucon*. Lund, 1942. P. 195–223.
- Hulten E. *Atlas over vaxternas utbredning: Fanerogamen och ormbunksvaxter*. Stockholm, 1950. 512 p.
- Hulten E. *Flora of Aleuten Islands*. N.Y., 1960. 378 p.
- Hulten E. Comments on the flora of Alaska and Yukon // *Arkiv för Botanik*. 1967. Vol. 7, № 1. 147 p.
- Hulten E. *Flora of Alasca and neighboring territories*. Stanford, 1968. 108 p.
- Hulten E. *Atlas of the distribution of the vascular plants in Nowestern Europe*. ed. 2. Stockholm, 1971. 515 p.
- Hunziker J.H., Stebbins G.L. Chromosomal evolution in the *Gramineae* // *Grass Syst. and Evolution: Int. Symp.* Washington D.C. London, 1986. P. 179–187.
- Huxley J.S. The present standing of the theory of sexual selection. In: Beer de, G. (ed.). *Evolution*. Oxford: Clarendon Press, 1938. P. 11–42.

- Huxley J.S. Evolution, the Modern Synthesis. London: Allen and Unwin, 1942. 654 p.
- Hylander N. Nordisk karlvaxflora omfattande Sveriges, Nordes, Dannmarks, Ostfennoskandias islands och Färoarnas // Karlkryptogamer och fanerogamer. Stockholm, 1953. № 16. 392 p.
- Iversen J. The development of Denmark's nature since the last glacial. Kobenhavn: C.A. Reitzels Forlag, 1973. 82 p.
- Jacobs B.F., Kingston J.D., Jacobs L.L. The origin of grass-dominated ecosystems // Annales of the Missouri Bot. Gard. 1999. Vol. 86. P. 590–643.
- Janssen T., Bremer K. The age of major monocot groups inferred from 800+rbcl sequences // Bot. J. of Linnean Society. 2004. Vol. 146. P. 385–398.
- Javorka S. Die *Poa remota* Forselles in Ungarn // Acta Bot. Acad. Scient. Hungar. 1954. Vol. 1. Fasc. 1–2.
- Jenner R. A. Accepting partnership by submission? Morphological phylogenetic in a molecular millennium // Syst. Biol. 2004. № 53. P. 333–342.
- Jirasek V. Systematieke rozcleneni a klic k urcovani ceskoslovenskych lipnic (*Poa* L.) // Vest. Kral. Čes. Spolec. Nauc. 1935a. Tr. 2, № 5. P. 1–34.
- Jirasek V. Studies on the leaf-blade cross section in the genus *Poa* L. with the special referense to *P. badensis* Haenke // Rozpr. Česke Akad. 1935b. Ser. 2, № 45. P. 1–13.
- Jones R.N. B-chromosome systems in flowering plants and animal species // Int. Keer. Cytol. 1975. Vol. 40. P. 1–100.
- Jones R.N., Rees H. B-chromosomes. London; N. Y.: Acad. Press, 1982. 266 p.
- Jorgensen C.A., Sorensen T.H., Westergaard M. The flowering plants of Greenland. A taxonomical and citological survey // K. Danske Videnskab. Selskab. Biol. Skrift. 1958. Vol. 9, № 4. P. 1–172.
- Judd W. S., Campbell C. S., Kellogg E. A., Sterens S. P. F. Plant Systematics: A phylogenetic approach. Sinauer Assoc., Sunderland MA. Xvi. 1999. 464 p. (text with CD-ROM).
- Juhl N.H. Zytologische Untersuchungen an einigen Formen von *Poa pratensis* L. Schleswig-Holsten // Flora. 1952. B. 139, № 3. P. 462–476.
- Juhl N.H. Apomixis und umveldbedincte Variation bei *Poa pratensis* L. // Der Zuchter. 1955. B. 25, H. 3. S. 80–86.
- Kato Y. Meiotic and mitotic irregularities in some *Poa* species // Kromosomo. 1951. Vol. 9–10. P. 342–347.
- Keeley J.E., Rundel P.W. Evolution of CAM and C4 carbon-concentrating mechanisms // International Journal of Plant Sciences. 2003. № 164 (3 Supplement). P. 555–577.
- Kellogg E.A. A biosystematic study of the *Poa secunda* complex // J. Arnold Arboretum. Harvard University. 1985. Vol. 66, № 2. P. 201–242.
- Kellogg E.A. Evolutionary history of the grasses // Plant Physiology. 2001. Vol. 125. P. 1187–1205.
- Kellogg E.A. The grasses: a case study in macroevolution // Annual review of Ecology and Systematics. 2000. Vol. 31. P. 217–238.
- Keng Y.-L. Flora illustralis plantarum sinicarum. Peking: Keng Y.-L. ed., 1959. 1181 p.
- Kerner A.J. Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden. Ein Beitrag zur Lehre von der Entstehung und Verbreitung der Arten, gestützt auf die Verwandtschaftsverhältnisse, geographische Verbreitung und Geschichte der Cytisusarten aus dem Stamme *Tubocytisus* D.C. / Versamml. Gesellsch. deutsch. Naturforscher und Ärzte. 1869. Bd. 43. P. 148.
- Kirchoff B.K., Richter, S.J., Remington D.L. Characters as groups: a new approach to morphological characters in phylogenetic analysis // Taxon. 2007. Vol. 56, № 2. P. 479–492.
- Kitagawa M. Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz: Cramer J. ed., 1979. 716 p.
- Kotlik P., Deffontaine V., Marscheretti S. et al. A northern glacial refugium for bank voles *Clethrionomys glareolus* // PNAS. 2006. Vol. 1003, № 40. P. 14840–14864.
- Koyama T. Grasses of Japan and the neighboring regions: An identification Manual. Tokyo: Kodansha, 1987. 570 p.
- Lammers T.G. Plant systematics today: All our eggs in one basket // Syst. Bot. 1999. Vol. 24, N 3. P. 494–496.
- Latowski K. Utilization of leaf epidermis in the diagnostics of critical taxa // Тр. Междунар. конф. по анат. и морфологии растений. СПб., 1997. С. 82.
- Ledebour C.F. Flora altaica. Berolini, 1829. Vol. 1. 440 p.
- Ledebour C.F. Icones plantarum novarum vel imperfecte cognitarum florum rossicam, imprimis altaicam illustrantes. 1831. Vol. 3. 103 p.
- Lewis H. Catastrophic selection as a factor in speciation // Evolution. 1962. Vol. 16. P. 257–271.
- Lewton-Brain L. On the anatomy of the leaves of British grasses // Trans. Linn. Soc. London. Ser. II Bot. 1904. Vol. 6. P. 315–359.

- Linder H.P. The evolutionary history of the *Poales* / *Restionales* – a hypothesis // Kew Bull. 1987. Vol. 42. P. 297–318.
- Linder P.H., Rudall P.J. Evolution history of *Poales* // Ann. Rev. Evol. System. 2005. Vol. 36. P. 107–124.
- Lindman C.A. Svensk Fanerogamflora. Stockholm, 1918. 297 p.
- Lindman C.A. *Poa* L. // Holmberg R. Scandinaviens flora. Stockholm, 1926. 284 p.
- Linneus C. *Specias Plantarum*. Berolini, 1753.
- Liu L. *Poa* L. // Flora Sinica. 2003. Vol. 9, № 2. P. 388–405 (in Chinese. English trans. by Dr. G.H. Zhu).
- Lohaus K. Der anatomische Bau der Laubblätter der Festucaceen und dessen Bedeutung für die Systematik // Biblio Bot. 1905. B. 13, H. 63. 114 s.
- Lotsy J. Evolution by means hybridization. The Hague, 1916. 166 p.
- Löve A., Löve D. Chromosome numbers of Scandinavian plant species // Bot. Not. 1942. P. 19–59.
- Löve A., Löve D. Cytotaxonomical conspectus of the Icelandic flora // Acta Hortus Goteburgensis, 1956. Vol. 20, № 4. P. 65–261.
- Majovsky J., Vachova M. Karyological study of the Slovak flora. XIII // Acta Fac. Rerum. Nat. Univ. Comenianae. Bot. 1989. № 33. P. 63–67.
- Makarenkov V., Kevorkov D., Legendre P. Phylogenetic network constructing approach. In: Arora D.K., Berka R.M., Singh G.B. (eds.) Applied mycology and Biotechnology. Bioinformatics. Amsterdam: Elsevier science, 2006. Vol. 6. P. 61–97.
- Makino T. Makino's new illustrated flora of Japan. Tokyo: Hokoryukan publishing Co., LTD, 1963. 1060+79 p.
- Manton I. The concept of the aggregate species // Systematics of today. Uppsala, 1958. P. 104–112.
- Margon J. Transformation du *Poa annua* L. on plante vivace a rhizomes // Bull. Soc. Bot. France. 1950. Vol. 97, № 1–3.
- Marsh V.L. A taxonomic revision of the genus *Poa* of United States and Southern Canada // Amer. Midl. Naturalist. 1952. Vol. 47. № 1. P. 202–251.
- Mayden R.L. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In: Claridge M.F. et al. (eds.) Species. The units of biodiversity. N.Y.: Chapman et Hall., 1997. P. 381–424.
- Mc Loughlin S. The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism // Aust. J. Bot. 2001. Vol. 49. P. 271–300.
- Melderis A. *Poa* L. // An enumeration of flowering plants of Nepal. London, 1978. Vol. 1. P. 140–144.
- Melderis A. *Poa sphondylodes*. Flora of the Mongolian steppe and desert areas // Rep. Sci. Exped. Northwestern prov. China, 1949. Vol. 31, № 99. F. 8. P. 93.
- Metcalfe C.R. Anatomy of the Monocotyledons. I. *Gramineae*. Oxford: Clarendon Press, 1960. 731 p.
- Meusel H., Jager E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Jena, 1965. 583 s. (Text); 285 s. (Karten).
- Milinkovic V. Accessory chromosomes in the roots of *Poa alpina* // Hereditas. 1957. Vol. 43, № 3–4. P. 583–588.
- Miller D.J. The Tibetan steppe. In: J.M. Suittie, S.G. Reynolds and C. Batello (eds.). Grasslands of the world. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, 2005. P. 305–342.
- Mishler B.D. The logic of the data matrix in phylogenetic analysis. In: Albert V.A. (ed.), Parsimony, Phylogeny, and Genomics. Oxford: Oxford University Press, 2005. P. 57–70, 201.
- Mishler B.D., Donoghue M.J. Species concepts: a case for pluralism // Syst. Zool. 1982. Vol. 31, № 4. P. 491–503.
- Misri B., Koul K.K. Air cavities in the culms of genus *Poa* // Current sci. 1974. Vol. 43, № 17. P. 560–561.
- Mosquin T., Haylay D.E. Chromosome numbers and taxonomy of some Canadian arctic plants. // Canad. J. Bot. 1966. Vol. 44, № 9. P. 1209–1218.
- Mulberg H. Wuchsformenstudien in der Familie *Poaceae*. Die Wuchsformen der motteldeutschen *Poa*-Arten // Feddes Repert. 1965. B. 71. S. 188–217.
- Mulberg H. Die Wuchsformen der motteldeutschen *Poaceae* // Hercinia. 1967. B. 4, h. 1.
- Muller J. Fossil pollen records of extant angiosperms // Bot. rev. 1981. Vol. 47. P. 1–142.
- Muntzing A. Apomictic and sexual seeds formation in *Poa* // Hereditas. 1932. Vol. 17, № 2. P. 131–154.
- Muntzing A. Further studies on apomixis and sexuality in *Poa* // Hereditas. 1940. Vol. 26, № 2. P. 131–154.
- Muntzing A., Nygren A. A new diploid variety of *Poa alpina* with two accessory chromosomes at meiosis // Hereditas. 1955. Vol. 41, № 3–4. P. 405–423.
- Nannfeldt J.A. Taxonomical and plant-geographical studies in the *Poa laxa* – group. A contribution to the history of the northeuropeean mountain floras // Symb. Bot. Upsaliensis. 1935. Vol. 1, № 5. P. 1–316.

- Nannfeldt J.A. On *Poa jemtlandica* (Alqn.) Riecht., its distribution and possible origin. A criticism of the theory of hybridization as the cause of vivipary // Bot. nat. 1937. P. 22.
- Nannfeldt J.A. On the polymorphy of *Poa arctica* R.Br., with special reference to its Scandinavian forms // Symb. Bot. Uppsala. 1940. Vol. 4. P. 1–85.
- Neff N.A. A rational basis for a priori character weighting // Syst. Zool. 1986. Vol. 35, № 1. P. 110–123.
- Nemejc F. On the problem of the origin and phylogenetic development of the angiosperms // Acta Musei Nat. Pragae. 1956. Vol. 12 b, № 2–3. P. 59–143.
- Nicora E.G. Flora Patagonica P.III: *Gramineae*. Buenos Aires: Instituto Nacional de Agropecuaria, 1978.
- Nielsen E.L. Grass studies V. Observations on proliferation // Bot. Gaz. 1941. Vol. 103. P. 177–181.
- Nishimura M. On the germination and polyembryony of *Poa* // Bot. Magazine. 1922. Vol. 36.
- Nissen O. Chromosome numbers, morphology, and fertility in *Poa pratensis* L. from southeastern Norway // Agron. Journ. 1950. Vol. 42, № 3. P. 136–144.
- Nooteboom H.P. A point of new on the species concept // Taxon. 1992. Vol. 41, № 2. P. 312–320.
- Nordal I., Iversen A.P. Mictic and monomorphic versus partenogenetic and polymorphic – a comparison of two Scandinavian montain grasses // Opera Bot. 1993. Vol. 121. P. 19–27.
- Nygren A. Apomictic and sexual reproduction in *Calamagrostis purpurea* // Hereditas. 1949. Vol. 35, № 3. P. 285–300.
- Nygren A. Cytological and embriological studies in arctic *Poa* // Symb. Bot. Upsaliensis, 1950. Vol. 10, № 4. P. 1–64.
- Nygren A. Further studies in diploid *Poa alpina* with and without accessory chromosomes at meiosis // Kung. Lautbrukshögsk. Ann. 1956a. Vol. 22. P. 179–191.
- Nygren A. Chromosome studies in the *Poa laxa* group // Kung. Lautbrukshögsk. Ann. 1956b. Vol. 22. P. 359–368.
- Oettingen H. Kritische Betrachtungen uber die Systematic der Gattung *Poa* L., besonders uber die Sektion *Pachyneurae* Aschers // Feddes Repert. 1925. Vol. 21. P. 306–316, 368.
- Ohwi J. *Gramineae Japonica* // Acta Phytotaxonomica et Geobotanica. 1941. Vol. 10, № 2. P. 14–135.
- Ohwi J. *Flora of Japan*. Washington: Smithsonian Institution, 1965. 1067 p.
- Olonova M.V., Miehe S., Mezina N. S., Erst A.S. Fitting the Morphological Diversity of *Poa* sect. *Stenopoa* into taxonomic framework // Biosciences Biotechnology Research Asia. 2014. Vol. 11(Spl. Edn.). P. 225–231.
- Osborn C.P., Beerling D.J. Nature's green revolution: the remarkable evolutionary rise of C₄ plants // Philosophical Transaction of the Royal Soc. of London. Ser. B. 2006. Vol. 361. P. 173–194.
- Ostenfeld C.H. *Flora arctica*. P. 1. Copenhagen, 1902. 134 p.
- Palsson J. The *Poa glauca/nemoralis* complex in Iceland and its response to the environment // Symb. Bot. Upsaliensis, 1986. Vol. 27, № 2. P. 169–174.
- Patterson C. Morphological characters and homology // Problems of phylogenetic reconstruction London; N.Y., 1982. 345 p.
- Pee-Laby M.E. Etude anatomique de la feuille des Graminees de la France // Ann. Sci. Nat. Ser. 8. 1898. № 8. P. 227–346.
- Perring F.H., Walters S.M. *Atlas of the British flora*. Edinburgh-London: Nelson and sons, 1962. 24+432 p.
- Piperno D.R. *Phytoliths: a comprehensive guide for archaeologists and paleoecologists*. Lanham, Maryland: AltaMira Press, 2006. P. 89–102.
- Piperno D.B., Sues H.D. Dinosaurs dined on grass // Science. 2005. Vol. 310. P. 1126–1128.
- Polunin N. *Circumpolar Arctic flora*. Oxford: Clarendon Press, 1959. 514 p.
- Porsild A.D., Cody W.J. *Vascular plants of Continental Northwest Territories, Canada*. Ottawa: Musees Nationale do Canada, 1980. 667 p.
- Portal R., Loiseau J-E. *Poa* de France, Belgique et Suisse. Impr. Jeanne d'Arc. Le Puy-en-Velay, 2005. 304 p.
- Posada D., Crandall K.A. Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks // Trends Ecol. Evol. 2001. Vol. 16. P. 37–45.
- Potemkin A.D. On evaluation of liverwort taxonomic characters and species concept // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков: тез. докл., представл. II (X) съезду Рус. бот. о-ва. СПб., 1998. Т. 2. С. 141–142.
- Prasad V., Stromberg C., Alimohamadian H., Sahni A. Dinosaur coprolites and the early evolution of grasses and grazers // Science. 2005. Vol. 310, № 5751. P. 1177–1180.
- Prat H. L'Epiderme des Graminees. Etude anatomique et systematique // Ann.Sci. Nat. Bot. Ser. 10. 1932. № 14. P. 117–324.
- Prat H. Remarques sur les caracteres epidermiques des especes Americaines du genre *Agropyron* // P.B.C.R. Acad. Sci. Paris. 1934. Vol. 198. P. 170–200.

- Prat H. La systematique des Graminees // Ann. Sci. Nat. Bot. Ser. 10. 1936. № 18. P. 165–258.
- Prat H. Emploi des caracteres epidermiques dans la classification des Graminees. // Resent Advanses in Botany. 1961. Vol. 1. P. 99–102.
- Quezel P. Peuplement vegetal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord // Encyclop. Biogeogr. et Escol. 1957. № 10. P. 137–463.
- Rajbhandari K.R. Three new species of Himalayan *Poa*, with a note on proliferation // Acta Phytotaxon. et Geobot. 1988. Vol. 39, № 1–3. P. 55–66.
- Rajbhandari K.R. Epidermal microstructures of the lemma and palea of *Poa* (Gramineae) // J. Phytogeogr. and Taxon. 1990. Vol. 38. P. 69–77.
- Rajbhandari K.R. A revision of genus *Poa* L. (Gramineae) in The Himalaya // Himalayan Plants. Univ. of Tokyo Press, 1991. Vol. 2. P. 169–263.
- Raven P.H. Systematics and plant population biology // Syst. Bot. 1976. № 1. P. 284–316.
- Raven P.H., Axelrod D.I. Angiosperm biogeography and part continental novements // Ann. Mo Bot. Gard. 1974. Vol. 61. P. 539–673.
- Regel E. Descriptiones plantarum novarum et minus cognitarum. Fasc. VIII // Acta Horti Petropolitani. Petersburg, 1881. Vol. 7, fasc. 2. P. 616
- Richards R. Character individuation in phylogenetic inference // Philos. Sci. 2003. Vol. 70. P. 264–279.
- Rodrigues P.D. On the term character // Syst. Zool. 1986. Vol. 35, № 1. P. 100–153.
- Rohweder H. Versuch zur Erfassung der mengenmassigen Bedeckung des Darss und Zingst mit polyploiden Pflanzen. Ein Beitrag zur Bedeutung der Polyploidie bei der Eroberung neuer Lebensraume // Planta. 1937. B. 27, № 4. S. 501–549.
- Rudnicka-Sterna W. Studia systematiczne nad morfologia i anatomia ziarnicow krajowych gatunkow rodzaju wiechlina – *Poa* L. // Monogr. Bot. 1972. Vol. 37. P. 51–136.
- Rutishauser A. Pseudogamie und Polymorphie in der Gattung *Potentilla* // Arch. Julius Klaus-Stiftung Vererbungs Forsch. 1948. B. 23, H. 2. S. 267–424.
- Rutishauser A. Pseudogamous reproduction and evolution // Recent Adv. in Bot. 1961. Vol. 1. P. 699–702.
- Sage R.P., Monson R.K. C₄ plant biology. San-Diego, California: USA Academic Press, 1999. P. 286.
- Saint-Yves A. Apercu sur la distribution géographique des *Festuca* (subgen *Eufestuca*) // Candollea. 1930. Vol. 4. P. 146–165.
- Sakai K.I., Mukai H. Estimation of genetic, enveronmental and competitionl variances in standing forests // Silvae Genet. 1967. Vol. 16, № 5/6. P. 149–152.
- Sandoval S.E., Herrera-Arietta Y. Revision de *Bouteloua barbata* Lagasca (Poaceae: Eragrostidae) // Phytologia. 1996. T. 80, № 2. P. 73–91.
- Schellenberg G. Die systematische Gliederung der Gramineen // Bot. Archiv. 1922. B. 1, № 5. 257 s.
- Schmidt F. Wissenschaftliche resultate der zur Aufsuchung eines Augekeindigten Mannuumschadars von der kaizerlichen Academie der Wissenschaften au den Unteren Jenissei ausgesandten Expedition. St.-Petersburg, 1872. 332 s.
- Schuster J. Über die Morphologie der Grasblute // Flora. 1910. B. 100. S. 213–266.
- Serbanescu G.H. *Poa stepposa* (Krylov) Roshev. si relatiile ei taxonomice cu *Poa sterilis* M.B. // Studi si cercetari de Biologie. Ser. Botanica. 1968. Vol. 20, № 2. P. 113–122.
- Shrikhande V.T. Some considerations in gesigning experiments on coconut trees // J. Indian Soc. Agr. Sta. 1957. Vol. 9. P. 82–99.
- Simpson G.G. Principles of Animal Taxonomy. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1961. 351 p.
- Skalinska M., Banach-Pogan E., Wcislo H. et al. Further studies in chromosome numbers of Polish angiosperms // Acta Cos. Bot. Polon. 1957. Vol. 26, № 1. P. 215–245.
- Smith J.E. Flora Britanica. Londini. Vol. 1.1800. 105 p.
- Sokal R.R., Sneath P.H.A. Principles of numerical taxonomy. San-Francisco; London, 1963. 359 p.
- Soreng R.J. *Poa* L. in New Mexico, with a key to Middle and Southern Rocky Mountain species (Poaceae) // Great Basin. Nat. 1985. Vol. 45, № 3. P. 395–422.
- Soreng R.J. Chloroplast-DNA and biogeography in a reticulating group: study in *Poa* (Poaceae) // Amer. J. Bot. 1990. Vol. 77, № 11: P. 1383–1400.
- Soreng R.J. Systematics of the «Epiles» Group of *Poa* (Poaceae) // Systematic Botany. 19916. Vol. 16, № 3. P. 507–528.
- Soreng R.J. Notes on new intraspecific taxa and hybrids in North American *Poa* (Poaceae) // Phytologia. 1991a. Vol. 71, № 5. P. 390–413.
- Soreng R.J. *Poa* L. // The vascular plants of British Columbia. Monocotyledones, 1994. Vol. 4. P. 129–257.
- Soreng R.J. An infrageneric classification for *Poa* in North America, and other notes on sections, species, and subspecies of *Poa*, *Puccinellia*, and *Dissanthelium* (Poaceae) // Novon. 1998. Vol. 8. P. 187–202.

- Soreng R.J. *Poa* L. – The Bluegrass // Flora of North America north of Mexico. 2007. Vol. 24. P. 486–601.
- Soreng R.J., Davis J.I. Phylogenetic structure in *Poaceae* subfamily *Pooideae* as inferred from molecular and morphological characters: misclassification versus reticulation. In: Jacobs S.W. L., Everett J. (eds.) Grasses systematics and evolution. Melbourne: CSIRO Publishing, 2000. P. 61–74.
- Soreng, R.J., Gillespie L.J. *Nicoraepoa* (*Poaceae*, *Poeae*), a new South American genus based on *Poa* subgenus *Andinae*, and emendation of *Poa* section *Parodiochloa* of the sub-Antarctic islands // Ann. Missouri Bot. Gard. 2007. Vol. 94. P. 821–849.
- Sorensen T. A revision of the Greenland species of *Puccinellia* Parl. with contribution to our knowledge of the arctic *Puccinellia* Flora in general // Middelse om Gronland. 1953. B. 136, № 3. S. 1–180.
- Stace C.A. Plant taxonomy and biosystematics: 2nd ed. London: Publ. E. Arnold, 1989. 265 p.
- Stanley S.M. A theory of evolution above the species level // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 1975. Vol. 72. P. 646–650.
- StatSoft Inc., STATISTICA (data analysis software system), version 7. 2006. URL: <http://www.statsoft.com>.
- Stebbins G.L. Apomixis in the angiosperms // Bot. Rev. 1941. Vol. 7, № 10. P. 507–542.
- Stebbins G.L. Variation and evolution in plants. New York, 1950. 643 p.
- Stebbins G.L. The role of hybridization in evolution // Proc. Amer. Phil. Soc. 1959. Vol. 103. P. 231–251.
- Stebbins G.L. Coevolution of grasses and herbivores // Annals of the Missouri Botanic Gardens. 1981. Vol. 68. P. 75–86.
- Stebbins G.L. Grass systematics and evolution: Past, present and future. In: Soderstrom T.R., Hilu K.H., Campbell C.S., Barkworth M.E. (eds.) Grass Systematics and Evolution. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 1987. P. 359–367.
- Stromberg C.A.E. Using phytoliths assemblages to reconstruct the origin and spread of grass-dominated habitats in the great plains of North America during the late Eocene to early Miocene // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2004. Vol. 207. P. 239–275.
- Stromberg C.A.E. Decoupled taxonomic radiation and ecological expansion of open habitat grasses in the Cenozoic of North America // Proceedings of the natural Acad. of Science, USA. 2005. Vol. 102. P. 110980–110984.
- Stuckey J.H. Some effects of photoperiod on leaf growth // Amer. J. Bot. 1942. Vol. 29. P. 92–97.
- Stuessy T.F. Plant taxonomy: the systematic evaluation of comparative data. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1990. 514 p.
- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A-G., Cosson J-F. Comparative phylogeography and post-glacial colonization routes in Europe // Molecular Ecology. 1998. Vol. 7. P. 453–464.
- Takenaka Y. Notes on *Poa alpigena* var. *vivipara* Koch // J. Jap. Bot. 1936. Vol. 11. P. 840–841.
- Tarnavski I.T., Pauca-Comanescu M. Morphological variation of leaf epidermis depending on station in several herbaceous // Rev. Roumaine Biol. Ser. Bot. 1972. Vol. 17, № 5. P. 299–309.
- Tateoka T. Chromosomes and systematic relationships of Several species // Bot. Mag. (Tokyo). 1956. Vol. 69, № 813. P. 112–118.
- Taylor R.L., Mulligan G.A. Flora of the Queen Charlotta Islands. Part 2. Cytological aspects of the vascular plants. Ottawa, 1968.
- Thomasson J.R., Nelson M.E., and Zakrzewski R.J. A fossil grass (*Gramineae: Chloridoideae*) from the Miocene with Kranz anatomy // Science. 1986. Vol. 233. P. 876–878.
- Timofeeff-Ressovsky N.W. Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia punctata* L. // Biol. Zentr.-Bl. 1940a. B. 60, H. 3/4. S. 130–137.
- Timofeeff-Ressovsky N.W. Mutation and Geographical variation. In: Huxley J.S. (ed.) The New Systematics. Oxford: Clarendon Press, 1940b. P. 13–136.
- Tischler G. Die Bedeutung der Polyploidie fur die Verbreitung der Angiospermen // Bot. Jahrb. 1934. B. 67. S. 1–36.
- Tischler G. Pflanzliche Chromosomen-Zahlen // Tabul. Biol. Periodicae. 1935. B. 11. S. 281–304.
- Trinius C.B. *Gramineae*. In: Ledebour C.F. (ed.) Flora altaica. Berolini, 1829. Vol. 1, Cl. 1–2. 440 p.
- Turesson G. The genotypical response of the plant species to the habitat // J. Hered. 1922. Vol. 3. P. 211–320.
- Tutin T.G. Origin of *Poa annua* L. // Nature. 1952. Vol. 169. P. 1–160.
- Vahl M. *Poa* L. In: Oeder G.C. (ed.) Flora Danica. 1790. Vol. 17.
- Valentine D.H., Richards A.J. Sexuality and apomixis in *Taraxacum* // Nature. 1967. Vol. 24, № 5084. P. 114.
- Vickery J.W. A taxonomic study of genus *Poa* L. in Australia // Contr. New South Wales Natl. Herb. 1970. Vol. 4. P. 145–243.

Vignal Ch. Contribution a l'etude histologique de: *Parapholis incurva* (L.) C.E. Hubb., *Parapholis filliformis* (Roth.) C.E.Hubb., *Hainardia cylindrica* (Willd.) W.Greuter et *Psilurus incurvus* (Gouvan) Schinz et Thell. // Revue de Biologie mediterraneenne. 1979. Vol. 6, № 1. P. 3–18.

Vignal Ch. Etude phytodermatologique de la sous-famille des *Chloridoideae* (*Gramineae*) // Bull. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris., 1984. Ser. 4. Vol. 6. Section B. Adansonia. № 3. P. 279–295.

Vignal Ch., Cherel O. Etude Phytodermatologique des principales Graminees de Crau. 1: Appareil vegetatif // Revue de Biologie-Ecologie mediterraneenne. 1983 (paru 1987). Vol. 10, № 4. P. 347–401.

Vucoloff V. Comparative anatomy of leaf-blade of *Poa* sp. grown in Czechoslovakia // Sbornik Ceskoslovenski Akad. Zemedelske. 1929. № 4. S. 417–452.

Wagner W.H., Jonson D.M. Natural hystory of the Ebony spleenwort, *Asplenium phatyneuron* (*Aspleniaceae*) in the Great Lakes area // Canad. Field.-Nat. 1981. Vol. 95, № 2. P. 156–166.

Wet de J.M.J. Culm anatomy in relation to taxonomy // Bothalia. 1960. Vol. 7, № 2. P. 83–95.

Wet de J.M.J. Hybridization and Polyploidy in the *Poaceae* // Grass Syst. and Evolution: Int. Symp. Washington D.C. London, 1986. P. 188–194.

Wettstein R. Grundzüge der geographische-morphologische Methode der PflanzenSystematik. Jena, 1898. 64 s.

Wheeler Q.D. Character weighting and cladistic analysis // Syst. Zool. 1986. Vol. 35, № 1. P. 104–112.

Wheeler Q.D., Meier R. (eds). Species concepts and phylogenetic theory: a debate. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2000. 230 p.

Wiens J.J. The role of morphologica data in phylogeny reconstruction // Syst. Biol. 2004. Vol. 53. P. 653–661.

Wiley E.O., Karl R. Popper, systematics, and classification: a replay to Walter Bok and other evolutionary taxonomists // Syst. Zool. 1975. Vol. 24, № 2. P. 233–243.

Winkler H. Uber Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche // Progressus rei Botanicae. 1908. B. 2. S. 293–454.

Wodehous R. Pollen in Haytever // Torreja. 1936. Vol. 36, № 4. P. 77–87.

Wolfe A.D., Kephart S.R., Xiang Q.-Y. Diploid hybrid speciation in *Pentstemon* (*Scrophulariaceae*) // Proceedings of the National Academy of Science USA. 1998. Vol. 95. P. 5112–5115.

Zhu G.H., Liu L., Soreng R.J., Olonova M.V. *Poa* L. // Flora of China. Beijing; St.-Louis, 2006. Vol. 22. P. 257–309.

Zhu T. Ch. Grasslands of China. In: Coupland RT (ed.) Ecosystems of the world: eastern hemisphere and resume. Amsterdam: Elseviar, 1993. Vol. 8b. P. 61–82.

Zietkiewicz E., Rafalski A., Labuda D. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification // Genomics. 1994. P 176–183.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
Глава 1. ПРОБЛЕМА ВИДА И ОСОБЕННОСТИ СИСТЕМАТИКИ МЯТЛИКОВ (<i>POA</i> L.)	7
1.1. Современные представления о видообразовании и виде	7
1.2. Проблема вида.....	12
1.3. Особенности систематики мятликов	19
Глава 2. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ, ИСПОЛЬЗУЮЩИЕСЯ В СИСТЕМАТИКЕ МЯТЛИКОВ.....	25
2.1. Оценка морфологических признаков для диагностики таксонов и выявле- ния филогенетических связей	25
2.2. Использование морфологических признаков для систематики рода <i>Poa</i>	29
2.2.1 Качественные признаки.....	30
2.2.2 Количественные признаки.....	40
2.3. Признаки, характеризующие жизненную форму.....	48
2.4. Анатомические признаки, использующиеся в систематике мятликов	54
2.5. Признаки пыльников и пыльцы	72
Глава 3. КРИТИЧЕСКИЕ ВИДЫ <i>POA</i> L. И ИХ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НА ТЕРРИТОРИИ СИБИРИ	75
Глава 4. КЛАССИФИКАЦИЯ РОДА И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ СИБИРСКОЙ ГРУППЫ МЯТЛИКОВ.....	172
4.1. Классификации рода <i>Poa</i>	172
4.2. Конспект рода <i>Poa</i> на территории Сибири	179
4.3. Ключ для определения сибирских мятликов	268
Глава 5. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СИБИРСКОЙ ГРУППЫ МЯТЛИКОВ.....	275
Глава 6. ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ РОДА <i>POA</i> НА ТЕРРИТОРИИ СИБИРИ.....	287
6.1. Существующие гипотезы о формировании злаков	287
6.2. Существующие гипотезы о формировании рода <i>Poa</i>	291
6.3. Географические и климатические условия, существовавшие на террито- рии Голарктики в кайнозой	292
6.4. Изменения растительного покрова в кайнозой	295
6.5. Предполагаемые пути формирования сибирской группы мятликов	302
6.6. Реликтовые мятлики флоры Сибири	322
Заключение.....	328
Литература	330

Научное издание

ОЛОНОВА Марина Владимировна

РОД МЯТЛИК
(*POA L.*, *POACEAE*)
ВО ФЛОРЕ СИБИРИ

Редактор Е.В. Лукина
Компьютерная верстка Т.В. Дьяковой

Подписано в печать
Формат 70х108¹/₁₆. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная.
Печ. л. 22,5; усл. печ. л. 31,5; уч.-изд. л. 31,8. Тираж 500. Заказ

ООО «Издательство ТГУ», 634029, г. Томск, ул. Никитина, 4
ООО «Интегральный переплет», 634040, г. Томск, ул. Высоцкого, 28, стр. 1

Издание отпечатано на оборудовании Издательского Дома
Томского государственного университета,
634050, г. Томск, пр. Ленина, 36, тел. 8(382-2) 53-15-28; 52-98-49
<http://publish.tsu.ru>; e-mail; rio.tsu@mail.ru